УДК 57(075.3)
ББК 28я729
Б 61

Рецензенты:
доктор медицинских наук, профессор,
академик Российской академии естественных наук *Л.Е.Этинген*;
доктор биологических наук, профессор *А.Г.Булычёв*

Авторы:
Билич Габриэль Лазаревич, академик Российской академии естественных наук, вице-президент Национальной академии ювенологии, академик Международной академии наук, доктор медицинских наук, профессор, директор Северо-Западного филиала Восточно-Европейского института психоанализа. Автор 306 опубликованных научных работ, в том числе 8 учебников, 14 учебных пособий, 8 монографий.
Крыжановский Валерий Анатольевич, кандидат биологических наук, преподаватель Московской медицинской академии им. И.М.Сеченова, автор 39 опубликованных научных работ и двух учебных пособий.

Билич Г. Л., Крыжановский В. А.
Б 61 Биология. Полный курс. В 3-х т. Том 2. Ботаника. — М.: ООО «Издательский дом «ОНИКС 21 век», 2002. — 544 с., ил.
ISBN 5-329-00375-X
ISBN 5-329-00602-3 (Том 2. Ботаника)
Представлены подробные современные данные о строении, жизнедеятельности и систематике растений, грибов, лишайников и слизевиков. Особое внимание уделено растительным тканям и органам, структурным особенностям организмов в сравнительном аспекте, а также размножению. С учетом последних научных достижений изложен фотосинтез.
Книга предназначена для учащихся школ с углубленным изучением биологии, абитуриентов и студентов высших учебных заведений, обучающихся по направлениям и специальностям в области медицины, биологии, экологии, ветеринарии, а также для школьных учителей, аспирантов и преподавателей вузов.
УДК 57(075.3)
ББК 28я729

ISBN 5-329-00375-X
ISBN 5-329-00602-3 (Том 2. Ботаника)

РАСТЕНИЯ

На Земле постоянно находится огромное количество живых организмов. Они имеют неодинаковое строение, относятся к различным царствам, но объединены между собой многочисленными и разнообразными связями, главными из которых являются трофические или пищевые. Любой организм нуждается в энергии, которую всегда получает извне, либо потребляя готовые органические вещества (гетеротрофы), в которых энергия запасена в виде химических связей, либо поглощая энергию солнечного света посредством фотосинтеза (автотрофы). Кроме фототрофов (фотосинтезирующие автотрофы), к автотрофным организмам также относят хемотрофов (подробно о них рассказано в разделе, посвященном хемосинтезу микроорганизмов). Однако их роль в передаче связанной энергии в экологических сообществах крайне мала, поэтому основными производителями органических веществ являются фототрофы. Именно они являются основой любого природного сообщества, где составляют блок продуцентов и дают энергию для всех остальных жизненных форм.

К царству ***растений*** относят все фотосинтезирующие эукариотические организмы. Кроме того, некоторые одноклеточные организмы, такие как эвгленовые, традиционно изучаются как зоологами, так и ботаниками. Эти микроорганизмы способны к фотосинтезу на свету (как растения), а в темноте поглощают готовые органические вещества (как животные клетки). Напомним, что такой «смешанный» тип питания называется *миксотрофным*.

НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ

Живущие на Земле растения делят на *низшие* и *высшие*. К низшим относят те из них, которые не имеют морфологического расчленения тела на вегетативные

органы. Кроме того, характерной особенностью низших растений является крайняя простота организации органов полового и бесполого размножения, как правило, они имеют одноклеточное строение (исключение составляют многоклеточные гаметангии некоторых бурых водорослей и оогонии харовых водорослей).

Исторически низшие растения появились раньше высших и к настоящему времени чрезвычайно широко распространены в природе. Часто (в соответствующих экологических условиях) они численно превосходят высшие растения. Значимость низших растений для нормального течения процессов (прежде всего энергетических) в живой природе огромна. Обладая значительной биомассой и высокой репродуктивной способностью, в качестве продуцента они являются основой в трофической цепи большинства водных сообществ. Поэтому важно помнить, что под термином «низшие растения» мы подразумеваем лишь сравнительную простоту внешнего и внутреннего строения, а отнюдь не численность или экологическую значимость.

До сравнительно недавнего времени к низшим растениям относили значительно большее число живых организмов: бактерии, синезеленые водоросли, миксомицеты (слизевики), грибы, лишайники и некоторые другие. Однако грибы являются гетеротрофами и поэтому принципиально не могут относиться к растениям. Миксомицеты, бактерии – даже фотосинтезирующие и синезеленые водоросли (цианобактерии) – также нельзя назвать растениями, поскольку они являются прокариотами, так как не имеют оформленного ядра. Что касается лишайников, то они и вовсе представляют собой очень удачную форму симбиоза гриба и водоросли. Сейчас все они выделены в отдельные крупные таксономические (систематические) группы. Поэтому в разделе ***низшие растения*** правомерно обсуждать лишь различные отделы *водорослей*.

ВОДОРОСЛИ

Само название этих растений говорит об их «водном» обитании. Однако следует уточнить, что далеко не все растительные формы, встречаемые в водоемах, действительно являются водорослями. Значительная часть их относится к высшим растениям и имеет все присущие им вегетативные (*лат.* vegetativus – растительный) органы, причем водный образ жизни ведут представители всех групп высших растений, кроме голосеменных. Однако все они являются вторичноводными, поскольку исторически (с точки зрения эволюционной теории) происходят от наземных форм, а в воду попали, осваивая новые места обитания. В отличие от них, водоросли никогда не прерывали своего водного существования.

Жизнь в воде предполагает сравнительно стабильные условия для большинства клеток, образующих тело организма. Все они почти одинаково освещены, вода, окружающая растение, предоставляет всем его частям одинаковый набор растворенных в ней веществ. Кроме того, вода обеспечивает температурный режим, сходный для всех клеток. В результате клетки водорослей не имеют между собой особых различий, а равные для всех условия отнюдь не стимулируют дифференцировку (*лат.* differentia – разность, различие) клеток в специализированные. Поэтому водоросли в большинстве своем вообще не имеют выраженных тканей (исключение составляют высокоорганизованные бурые водоросли, но и у них ткани малочисленны и слабо дифференцированы). Отсутствие тканей, в свою очередь, объясняет нерасчлененность тела водоросли на вегетативные органы. Таким образом, тело водоросли представляет собой единое слоевище (таллом, *греч.* thallos – зеленая ветвь), которое может иметь самую разнообразную рассеченность, но при этом оно не дифференцировано на вегетативные органы. Таким образом, *тело водоросли представлено нерасчлененным на вегетативные органы слоевищем, или талломом.*

Некоторые формы посредством *ризоидов* (*греч.* rhiza – корень, eidos – вид) прикрепляются к субстрату

(зачастую очень прочно), но эти «корнеподобные» структуры отнюдь не являются корнями, а служат лишь для удержания водоросли на субстрате и противодействуют течению воды или волнам. В случае если часть таллома все-таки отрывается (к примеру, во время шторма), ризоиды, как правило, повторно не образуются, а оторвавшаяся часть водоросли будет плавать на поверхности или в толще воды, не очень при этом страдая. Часто плавающие фрагменты растений образуют весьма значительные массивы, мигрирующие по воле течений.

Морфологическое разнообразие водорослей огромно: от чрезвычайно простых одноклеточных до сложнорасчлененных, нередко визуально очень похожих на высшие растения со структурами, внешне напоминающими стебли, листья и даже плоды. Неодинаковы и размеры – от гигантского макроцистиса, достигающего в длину 60 м (рис. 1), до микроскопической хлореллы (рис. 2). Выделяют несколько основных групп водорослей, различающихся степенью сложности морфологической организации.

1. **Амебоидная структура** (*греч.* amoibe – изменение) присуща некоторым представителям золотистых (рис. 3), желто-зеленых и пирофитовых водорослей. Такие одноклеточные организмы не имеют жесткой оболочки и поэтому не способны сохранять постоянную форму тела. Их клетки способны образовывать отростки – псевдоподии, часто значительной длины. Отдельные организмы могут находиться изолированно от других, но иногда отростки сливаются или же объединяются сразу несколько клеток.

2. **Монадная структура** (*греч.* monas, monados – единица, неделимое) характерна для одноклеточных водорослей, имеющих жесткую оболочку или уплотненный поверхностный слой цитоплазмы и постоянную форму тела. Для перемещения тела в пространстве такие водоросли используют различное количество жгутиков. Некоторые виды вторично утрачивают жгутики, но при этом оболочка становится менее жесткой и позволяет клетке изменять свою форму, способствуя передвижению в воде. Некоторые представители имеют внутриклеточную структуру, способную реагировать на свет, –

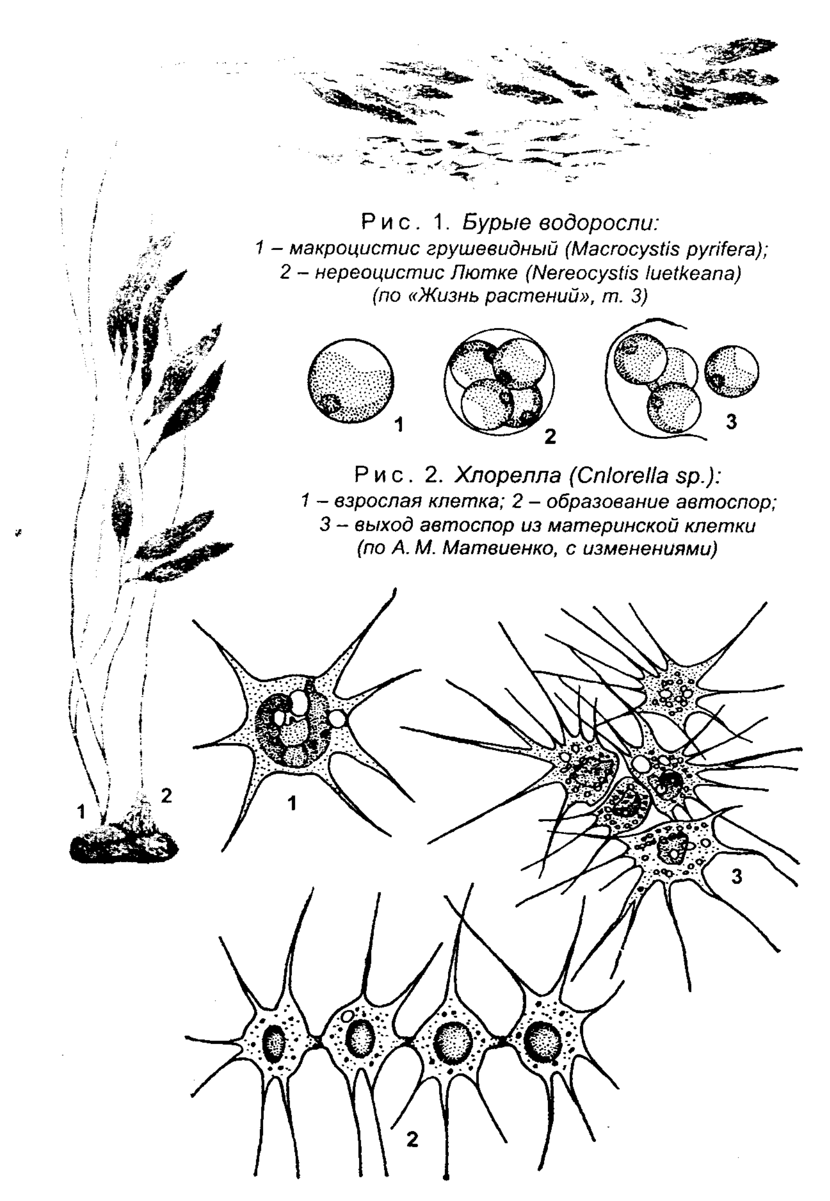


Рис. 1. *Бурые водоросли:*
1 – макроцистис грушевидный (Macrocystis pyrifera); 2 – нереоцистис Лютке (Nereocystis luetkeana) (по «Жизнь растений», т. 3)

Рис. 2. *Хлорелла (Cnlorella sp.):*
1 – взрослая клетка; 2 – образование автоспор; 3 – выход автоспор из материнской клетки (по А. М. Матвиенко, с изменениями)

Рис. 3. *Амебоидная структура у золотистых водорослей:*
1 – одиночные клетки Chrysamoeba; 2 – рядовое объединение клеток Chrysidiastrum; 3 – групповое объединение клеток Rhizochrysis (по М. М. Голлербаху)

глазок, или стигму. Монадную структуру имеют очень многие представители зеленых (рис. 4), желто-зеленых, золотистых и пирофитовых водорослей, а также эвгленовых, если рассматривать их как растения.

3. **Коккоидная структура** (*греч.* kokkos – зерно) широко распространена среди одноклеточных форм с жесткой оболочкой и постоянной формой тела (рис. 5). Морфологически она определяется отсутствием каких-либо органоидов, обеспечивающих активное движение клетки, – псевдоподий или жгутиков. Обычно такие клетки пассивно переносятся током воды. При этом для увеличения парусности многие формы образуют на поверхности причудливые выросты. Часто такие водоросли образуют колонии, погруженные в слизь или же без нее.

4. **Пальмеллоидная структура** представляет собой постоянное или временное объединение нескольких

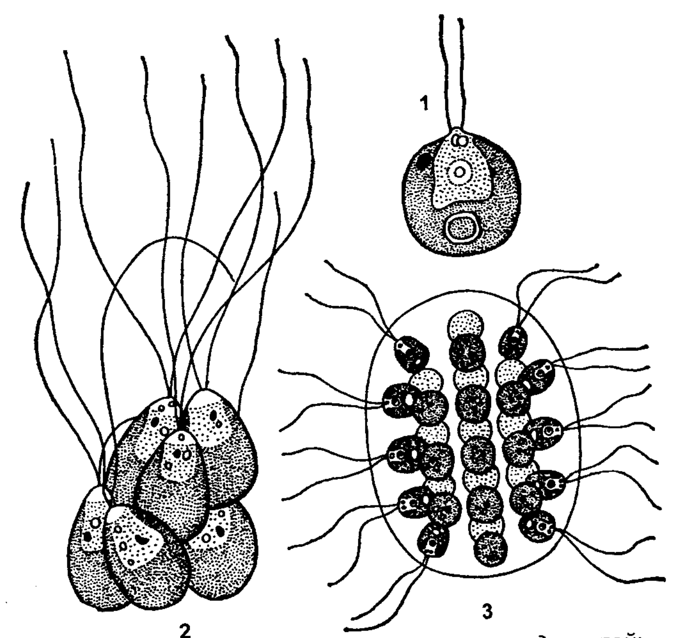


Рис. 4. *Монадная структура у зеленых водорослей:*
1 – одиночная клетка Chlamydomonas; 2 – колония Pyrobotrys, образованная срастанием клеток; 3 – колония Eudorina, образованная слизью (по М. М. Голлербаху)

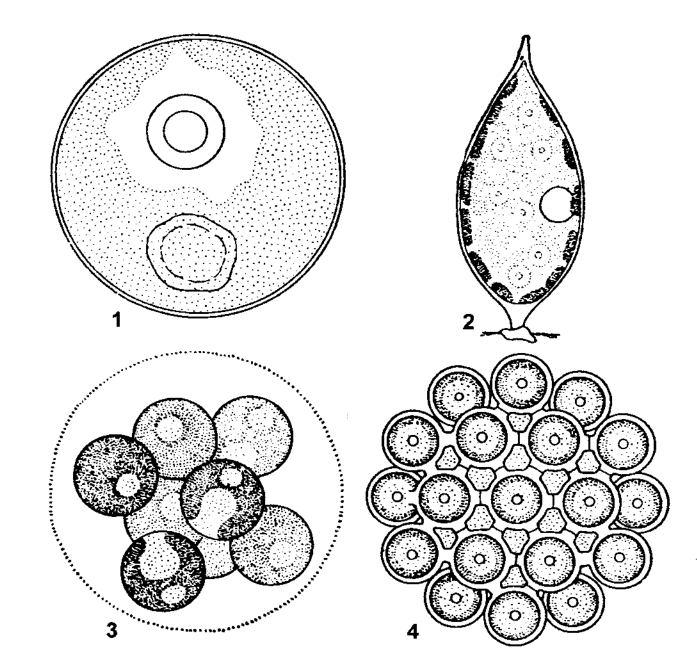


Рис. 5. *Коккоидная структура у зеленых водорослей:*
1 – одиночная клетка Chlorococcum; 2 – одиночная клетка Characium; 3 – колония Sphaerocystis, образованная слизью; 4 – колония Coelastrum, образованная срастанием клеток (по М. М. Голлербаху)

отдельных коккоидных клеток в общую слизистую массу (рис. 6). Часто такие колонии имеют значительные размеры и прикрепляются к субстрату.

5. **Нитчатая структура** является переходной формой к многоклеточной организации и среди водорослей чрезвычайно распространена. В этом случае тело растения представляет собой одиночную или разветвленную нить (рис. 7), которая ведет свободный или прикрепленный образ жизни. Деление клеток происходит лишь в одной плоскости, поэтому слои из клеток не образуются. Клетки в нити не имеют жгутиков и часто бывают связаны между собой плазмодесмами (см. раздел, посвященный строению растительной клетки). В наиболее простых случаях клетки в нити мало различаются между собой, но встречаются водоросли, где прослеживается полярность. При этом нижняя (базальная) клетка видоизменяется

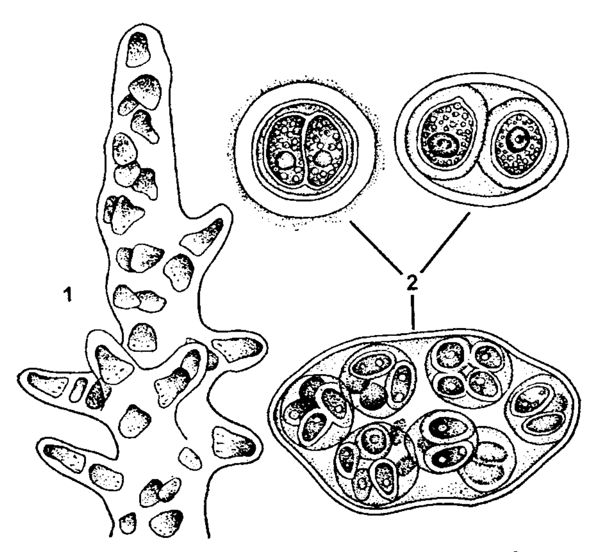


Рис. 6. *Пальмеллоидная структура и пальмеллевидное состояние: 1 – пальмеллоидная структура у золотистой водоросли Hydrurus (часть таллома); 2 – пальмеллевидное состояние у зеленой водоросли Chlamydomonas (по М. М. Голлербаху)*

в ризоид, служащий для прикрепления к субстрату (рис. 8). Ближе к верхнему концу клетки по форме могут несколько отличаться от нижележащих. Деление может происходить либо во всех клетках нити (такой рост называют *диффузным* – *лат.* diffusio – распространение, растекание), либо в определенных *зонах роста* (своеобразных предшественниках меристем). Если такая зона находится в средней части таллома, рост водоросли называют *интеркалярным* (*лат.* inter – между), в верхней части – *апикальным* (*лат.* apex – вершина), а в нижней – *базальным* (*греч.* basis – основание). Если все нити ориентированы одинаково, структурная организация называется *равнонитчатой*, если часть нитей стелится по субстрату, а другая часть направлена вертикально – *разнонитчатой* (рис. 9).

6. Пластинчатая структура происходит из нитей, в которых веретено деления располагается в различных плоскостях, в результате чего возникает более сложная организация клеточных ансамблей. При этом деление

клеток в двух плоскостях приводит к образованию однослойной пластинки (рис. 10), если клетки делятся в трех взаимно перпендикулярных плоскостях – возникает многослойная пластинка (рис. 11). Именно пластинчатая структура по праву может считаться истинно многоклеточной.

7. Сифональная структура (*греч.* siphon – трубка), пожалуй, является самой оригинальной. В этом случае весь таллом образован всего лишь одной гигантской клеткой. Следует отметить, что в протопласте клетки содержится множество ядер, поэтому такую организацию можно объяснить тем, что после деления ядер не происходит образования поперечных перегородок и непосредственно сама клетка не делится. Внешний вид таких водорослей может быть весьма разнообразным – в виде ветвящихся нитей, шаров и т. д. (рис. 12).

Как уже говорилось, водоросли, за исключением

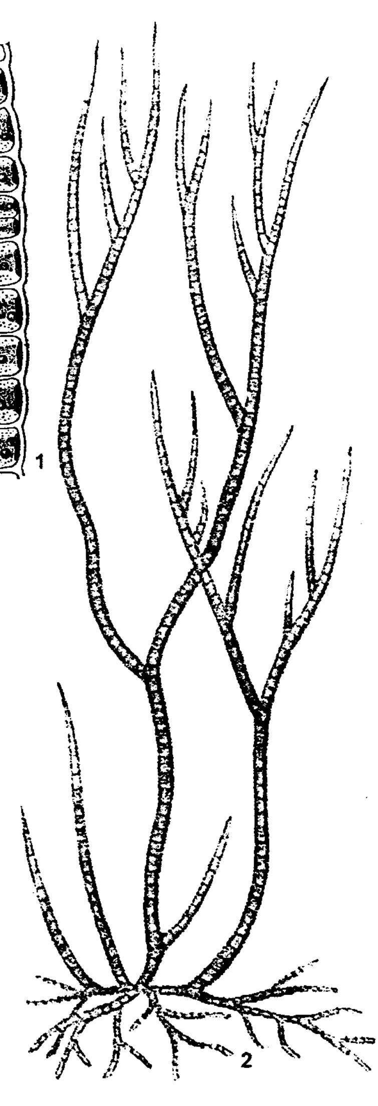


Рис. 7. *Нитчатые водоросли: 1 – улотрикс (Ulothrix zonata); 2 – стигеоклониум (Stigeoclonium tenue) (по «Жизнь растений», т. 3, с изменениями и дополнениями)*

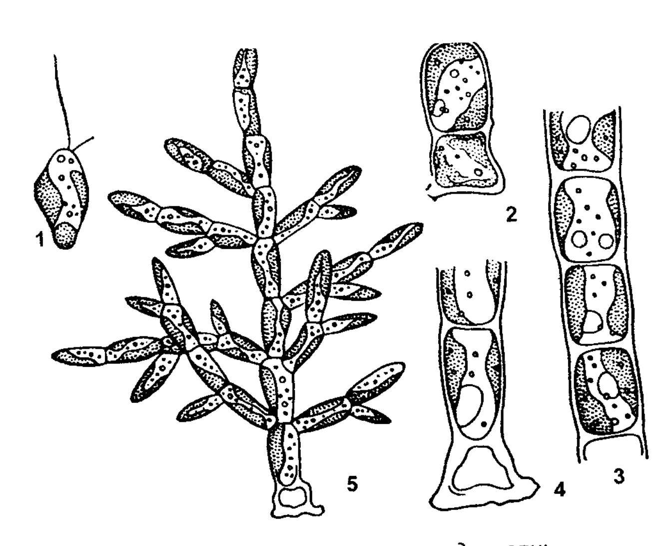


Рис. 8. *Хризотриховые водоросли:*
1 – 4 – нитчатый таллом Nematochrysis scssilis (1 – зооспора, 2 – прорастание зооспоры, 3 – средний участок таллома, 4 – нижний участок таллома с ризоидальной клеткой); 5 – кустистый таллом Phaeothamnion confervicola (по А. М. Матвиенко)

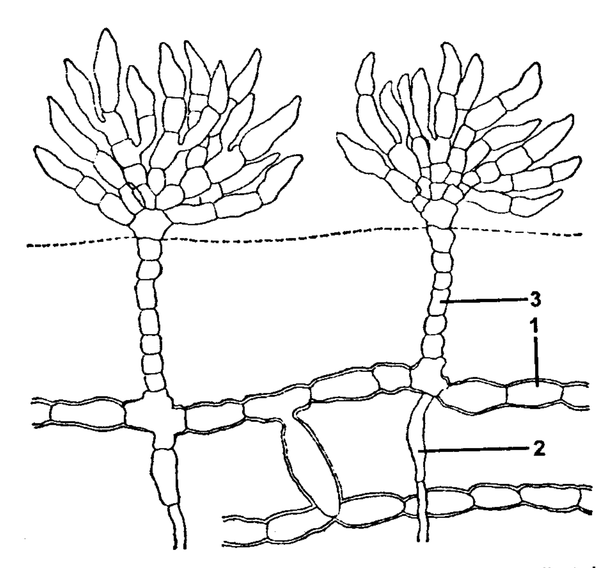


Рис. 9. *Строение хетофоровых водорослей (Fritschiclla tuberosa):*
1 – стелющиеся нити; 2 – ризоиды; 3 – вертикальные нити (по К. Л. Виноградовой)



Рис. 10. *Пластинчатая структура у зеленой водоросли разиолы (Rasiola): однорядная нить, разрастающаяся в однослойную пластинку (по М. М. Голлербаху)*

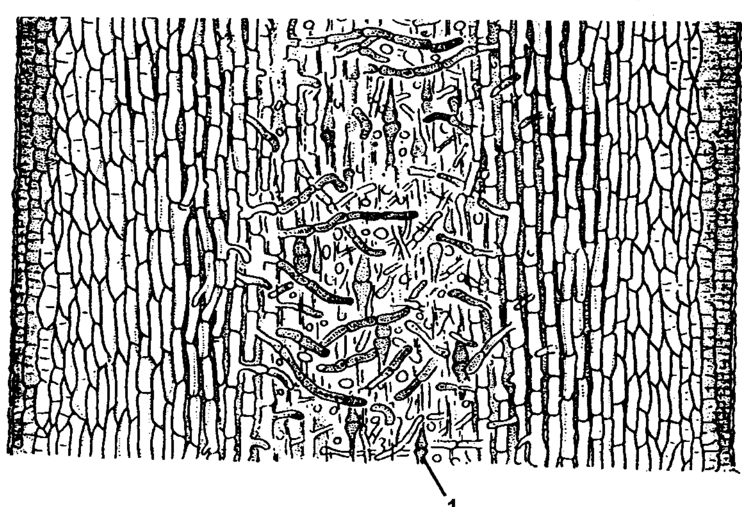


Рис. 11. *Продольный разрез молодого слоевища ламинарии (Laminaria) при малом увеличении:*
1 – трубчатые нити (по Ю. Е. Петрову)

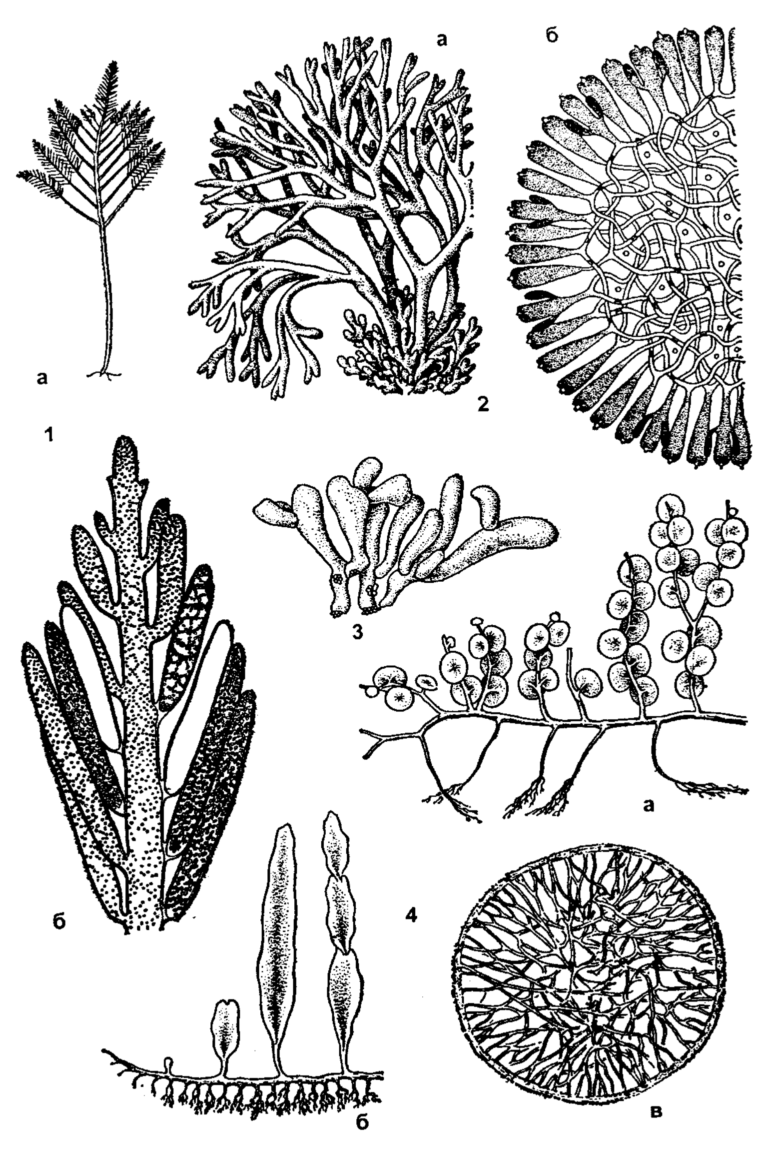


Рис. 12. *Сифоновые водоросли:*
1 – бриопсис: а – общий вид, б – верхняя часть ветви с гаметангиями; 2 – кодиум: а – общий вид, б – часть поперечного разреза; 3 – валония; 4 – каулерпа (общий вид): а – Caulerpa macrodisca; б – Caulerpa prolifera; в – поперечный разрез горизонтальной части таллома (по Н. А. Комарницкому и соавт.)

некоторых просто устроенных наземных представителей, постоянно живут в воде и никогда ее не покидают. Здесь можно обнаружить *бентосные* (*греч.* benthos – глубина), или донные, формы, которые ризоидами прикрепляются ко дну, подводным камням, скалам или затонувшим предметам. Кроме этого, многие водоросли свободно плавают в толще воды, причем самые мелкие из них входят в состав *фитопланктона* (*греч.* phyton – растение, plankton – блуждающее) – продуцентной основы большинства водных биоценозов (рис. 13). Являясь фототрофами, водоросли нуждаются в солнечном свете, который поставляет необходимую для фотосинтеза энергию. Поскольку свет постепенно задерживается в толще воды, их распространение на глубину строго лимитировано. Это обстоятельство еще больше осложняется с увеличением мутности воды – в этом случае глубина заселения водорослями не превышает нескольких десятков сантиметров. В прозрачных водах морей и океанов водоросли можно встретить на глубинах, превышающих 150 м. Далее свет проникает в количествах, недостаточных для синтеза органических веществ, и фототрофные организмы здесь отыскать уже невозможно. В итоге, несмотря на огромную площадь поверхности планеты, покрытой Мировым океаном, бентосные водоросли можно обнаружить лишь на сравнительно узкой прибрежной полосе и на возвышениях дна.

То обстоятельство, что свет, проходя через толщу воды, постепенно рассеивается, вносит существенные коррективы в соотношения фотосинтетических пигментов. Значительно возрастает роль вспомогательных пигментов (более подробно об этом рассказано в разделе, посвященном объяснению фотосинтеза). При этом основной фотосинтетический пигмент – хлорофилл – может быть ими замаскирован. В результате вместо характерной для растений зеленой окраски водоросли могут приобретать и другие цвета, причем соответствующий набор пигментов зависит от глубины обитания организма. Этим воспользовались систематики, разделившие большинство водорослей на отделы в соответствии с набором

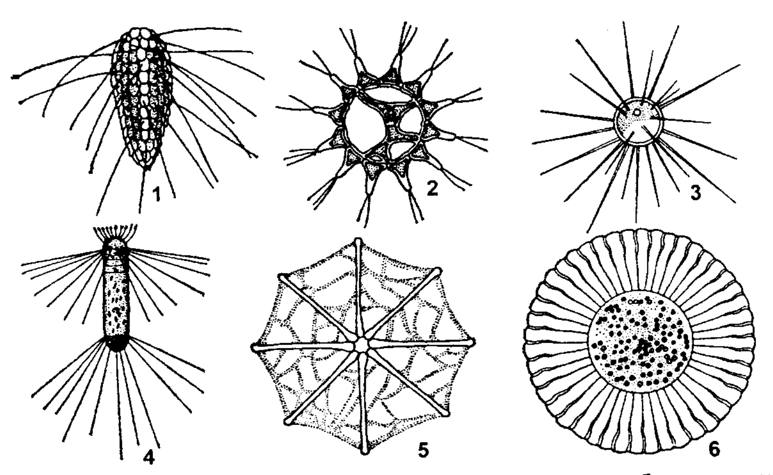


Рис. 13. *Внешние приспособления к планктонному образу жизни у водорослей из разных систематических групп:*
1 – 4 – шиповатые формы (1 – Mallomonas, одноклеточный жгутиконосец из золотистых водорослей с окремнелыми чешуйками на оболочке, снабженными отростками, 2 – колониальная зеленая водоросль педиаструм (Pediastrum) с шипами на краевых клетках, 3 – одноклеточная зеленая водоросль голенкиния (Golenkinia) с шипами, усеивающими оболочку, 4 – одноклеточная диатомея коретрон (Corethron) с тремя венчиками отростков на панцире); 5 – 6 – парашютные формы (5 – звездчатая колония диатомеи астерионеллы (Asterionella) со слизистыми тяжами между клетками, образующими парашют, 6 – одноклеточная диатомея планктониелла (Planktoniella) с плоской формой панциря) (по И.И. Николаеву)

их фотосинтетических пигментов. Систематическое положение водорослей неоднократно менялось, и в настоящее время наиболее приемлемо деление на следующие отделы. Напомним, что *отделом* у растений называется таксономическая, т.е. систематическая, категория, соответствующая у животных таксону *тип*, а *порядок* – таксону *отряд*.

1. Отдел ***Золотистые водоросли*** представляет собой довольно древнюю группу водорослей (обнаружены в ранних отложениях палеозойской эры). Большинство из них одноклеточные, встречаются колониальные и истинно многоклеточные формы (рис. 14). Окраска хроматофоров – от золотисто-желтой до зеленовато-бурой, зависит от соотношения пигментов, из которых обнаружены *хлорофилл а* и различные *каротиноиды* (из которых следует выделить золотистый фукоксантин и желтый лютеин). Интересно, что вместо крахмала их клетки запасают *липиды* в виде капель и гранулы особого полисахарида – *лейкозина*. Несмотря на повсеместное распространение, большинство золотистых водорослей живет лишь в чистых водоемах с пресной

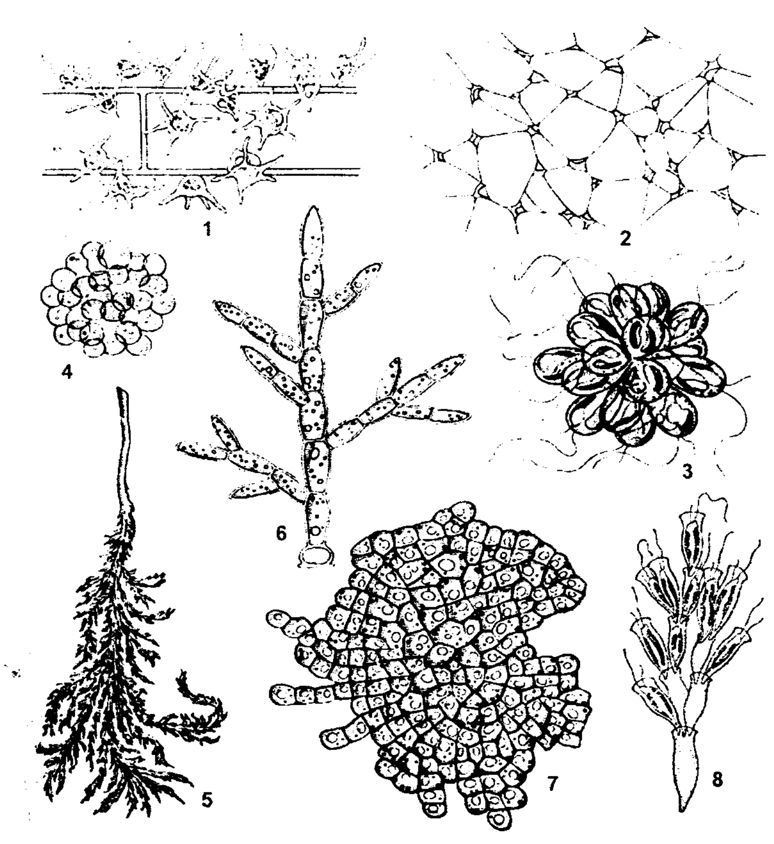


Рис. 14. *Основные типы структуры тела золотистых водорослей:*
1 – амебоидная (Brehmiella chrysohydra); 2 – амебоидная (Chrysarachnion insidians); 3 – монадная (Synochromonas pallida); 4 – коккоидная (Chrysobotrys parvula); 5 – пальмеллоидная (Hydrurus foetidus); 6 – разнонитчатая (Phaeothamnion borzianum); 7– пластинчатая (Phaeodermatium rivulare); 8 – колониальная (Dinobryon) (по «Жизнь растений», т. 3 и Н.А. Комарницкому и соавт.)

водой. Обильное размножение приводит к «цветению» воды. Известно около 500 видов.

2. Отдел ***Желто-зеленые водоросли*** представлен всеми основными морфологическими формами (рис. 15). Хроматофор окрашен в различные оттенки желтого цвета благодаря наличию большого количества *каротиноидов* (эта группа пигментов количественно преобладает над другими). Кроме того, обнаружены *хлорофиллы а* и *с*. Трофические включения представлены липидными каплями, а также гранулами *волютина* и *лейкозина*. Эти водоросли распространены во всех водах и в почве, но большая часть живет в чистых пресных водоемах.

3. Отдел ***Зеленые водоросли*** характеризуется чрезвычайно широким морфологическим разнообразием своих представителей. У всех них хроматофор имеет выраженную зеленую окраску, она обеспечивается преобладанием над другими пигментами *хлорофиллов а* и *в*. Кроме них обнаружены различные *каротиноиды*. В качестве источника энергии запасается *крахмал*, иногда *липиды*. Большая часть зеленых водорослей живет в пресных водоемах, но есть и морские формы, а также почвенные. Это наиболее крупный по числу представителей отдел водорослей – сюда относят до 20 000 видов.

4. Отдел ***Красные водоросли***, или ***багрянки***, в подавляющем большинстве представлены нитчатыми или истинно многоклеточными формами. Морфологическое расчленение таллома может быть очень разнообразным и часто напоминает вегетативные органы высших растений (рис. 16). Среди бентосных водорослей представители именно этого отдела распространены наиболее широко. Размеры таллома колеблются от микроскопических до 2 м в длину. Окрашенные в красный цвет хроматофоры иногда называют *радопластами*. Их цвет определяется сочетанием *хлорофиллов а*, *в* и *d* (который больше не встречается ни у каких растений), *каротиноидов* и особых пигментов – *фикобилинов*. Высокое содержание красных пигментов позволяет красным водорослям заселять значительные глубины, не доступные большинству других водорослей (при высокой прозрачности воды они могут заселять донные субстраты на глубинах до 100 и даже 200 м). Запасным веществом служат липиды и особый полисахарид – *багрянковый крахмал*, химически занимающий промежуточное положение между крахмалом и гликогеном. Оболочка клеток поверх целлюлозного слоя покрыта довольно толстым слоем

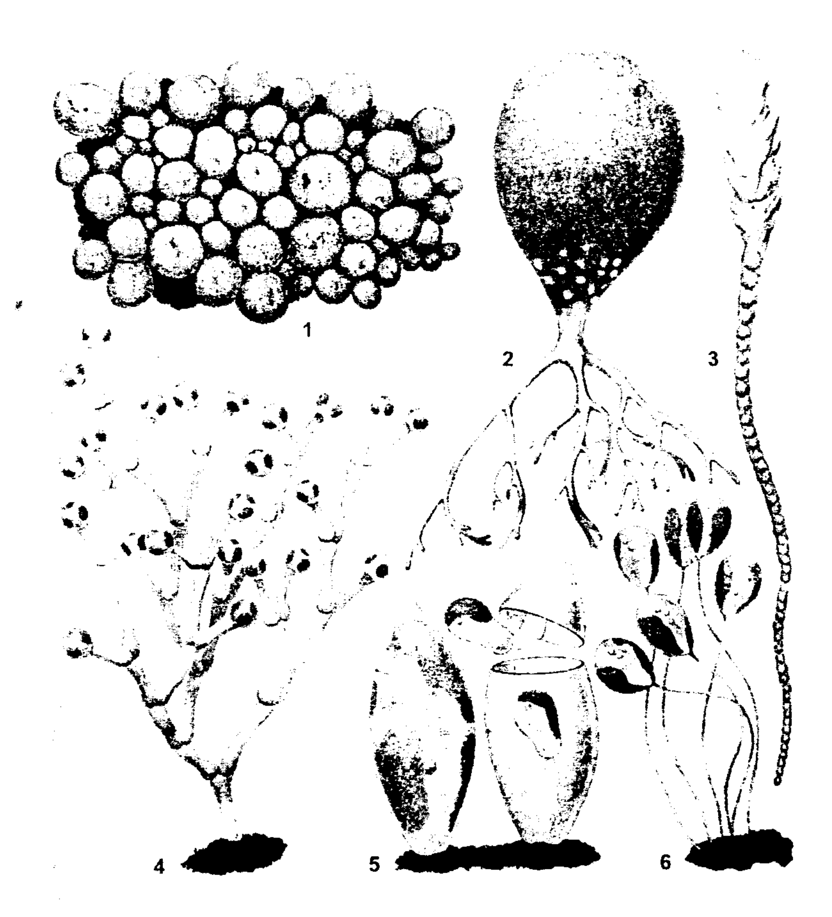


Рис. 15. *Желто-зеленые водоросли:*
1 – 3 – ботридиум (Bolrydnim grtimihnum) (1 – поросль на почве при малом увеличении, 2 – отдельная особь при большом увеличении, 3 – образование ризоцист); 4 – мисхококкус (Mischococcus confervicola); 5 – хлоротециум (Chlorothecium crassiapes), клетка и выход из нее зооспор; 6 – перонелла (Peroniella curvipes) (по «Жизнь растений», т. 3)

пектинов, из которого получают агар-агар. Для красных водорослей характерно наличие весьма сложного цикла развития. За исключением небольшого количества пресноводных форм, большинство багрянок живут в водоемах с соленой водой. В отделе насчитывается около 4000 видов.

5. Отдел ***Бурые водоросли*** представлен исключительно многоклеточными формами. Все они входят в состав бентоса, прикрепляясь к субстрату с помощью



Рис. 16. *Красные водоросли:*
1 – одонталия (Odonthalia ochotensis); 2 – токидодендрон (Tokidodendron bullata); 3 – родомела (Rhodomela lycopodioides); 4 – дазия (Dasia baillouviana) (по «Жизнь растений», т. 3)

ризоидов или расширенного основания таллома – *базального диска*. Размеры их весьма разнообразны, они варьируют от нескольких миллиметров до 60 м в длину (см. рис. 1). Внешнее строение слоевища также очень различно и нередко расчленено до такой степени, что легко может быть спутано с настоящими вегетативными органами высших растений (рис. 17). При этом образуются ветвящиеся «кусты», на ветках которых имеются похожие на листья уплощения, а воздушные пузыри, удерживающие тяжелые ветви водоросли в плавучем состоянии, напоминают плоды.

Внутреннее строение таллома бурых водорослей также выделяет их в ряду низших растений. Прежде всего это относится к дифференцировке клеток на более или менее выраженные типы, что позволяет говорить о появлении у них *нескольких типов тканей* (до четырех – *проводящие, механические, ассимиляционные* и *запасающие*). Клетки в них связаны между собой посредством плазмодесм. В клетках бурых водорослей хроматофор обычно имеет фрагментарное строение, причем его строение позволяет делить организмы на группы. Подбор пигментов определяет окраску слоевища в разные оттенки бурого цвета. Здесь имеются *хлорофиллы a* и *c*, а также различные *каротиноиды*. Питательные вещества запасаются в виде капель жира, растворимого многоатомного спирта *маннита* и растворимого полисахарида *ламинарина* (запасание энергетически ценных веществ в живых клетках в виде настоящих растворов довольно необычно). В состав оболочек клеток бурых водорослей входит особый тип целлюлозы, который больше нигде в растительном мире не встречается. Эти водоросли живут в соленых водах, а некоторые представители имеют серьезное промышленное значение (например, бурая водоросль ламинария, или морская капуста, является важным пищевым продуктом). В отделе насчитывается около 1500 видов.

6. Отдел ***Эвгленовые водоросли*** представлены исключительно одноклеточными (рис. 18) или колониальными формами. Обычно округлые или вытянутые

клетки не имеют целлюлозной оболочки, поэтому постоянную форму тела им позволяет сохранять *пелликула* – уплотненный слой периферической цитоплазмы и надмембранные структуры. У некоторых форм пелликула отсутствует или истончена, что позволяет

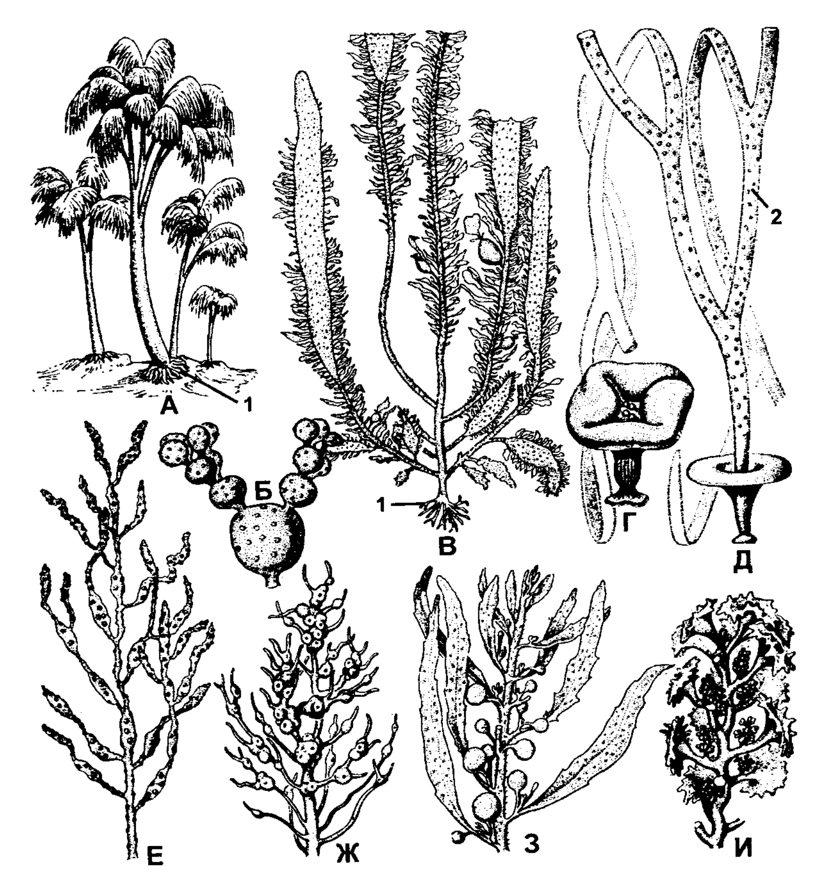


Рис. 17. *Бурые водоросли:*
А – лессония (Lessonia); Б – вершина ветви хормозиры Банкса (Hormosira banksii); В – егрегия (Egregia); Г, Д – химанталия удлиненная (Himanthalla elongata): Г – молодое растение, Д – растение с рецептакулами; Е – вершина ветви цистозейры бородатой (Cystoseira barbata); Ж – вершина ветви цистозейры косматой (Cystoseira crinita); З – вершина ветви саргассума (Sargassum); И – вершина ветви турбинарии (Turbinaria); 1 – базальный диск; 2 – рецептакулы (по Ю. Е. Петрову)

Рис. 18. *Зеленые эвгленовые водоросли:*
1 – Euglena acus; 2 – Euglena convoluta; 3 – Euglena gracilis; 4 – Phacus monilatus; 5 – Phacus orbicularis; 6 – Phacus longicauda; 7 – Phacus arnoldii; 8 – та же клетка сверху; 9 – Euglena oxyuris; 10 – Eutreptia pyrenoidifera; 11 – Lepocinclis marssonii; 12 – Colacium arbuscula (по Т. А. Сафоновой, с изменениями и дополнениями)

клетке обратимо изменять свою форму. Характерно наличие одного или двух жгутиков (они помогают в плавании и анимальном питании) и светочувствительного глазка – *стигмы*. В хроматофоре присутствуют *хлорофиллы а* и *в*, обеспечивающие зеленую окраску, а также *каротиноиды*. Эвгленовые водоросли живут в основном в мелких пресных и слабосоленых водоемах. В отделе по разным источникам насчитывается от 400 до 1000 видов. Поскольку данная группа организмов объединяет в себе признаки как растений, так и животных, их традиционно изучают и в курсе ботаники, и в курсе зоологии, поэтому более подробно о них будет рассказано в разделе, посвященном животным.

7. Отдел ***Харовые водоросли*** (*лат.* chara – дикая капуста, полевой тмин) очень своеобразен. Внешне эти водоросли очень напоминают хвощи своим расчлененным на узлы и междоузлия слоевищем (рис. 19). Причем это сходство настолько велико, что специалисты часто называют соответствующие части таллома «стеблями» и «листьями», хотя, конечно, никакого отношения к настоящим вегетативным органам высших растений они не имеют. Харовые водоросли довольно крупные (до метра длиной и даже более) растения. Они имеют вид ветвящихся кустиков, на которых вытянутые междоузлия метамерно сменяются мутовками укороченных боковых побегов, которые и получили название «листьев». «Стебли» обладают способностью к неограниченному верхушечному росту. К субстрату (чаще всего это донный ил) харовые водоросли прикрепляются с помощью нитевидных ризоидов.

Клетки в слоевище неодинаковые. Междоузлие образовано одной гигантской (до нескольких сантиметров) клеткой, причем у некоторых харовых снаружи она еще покрыта слоем более мелких клеток – корой. Гигантские клетки междоузлий многоядерные, но это носит вторичный характер. Первоначально будущая клетка междоузлия содержит одно ядро, которое в процессе дифференцировки многократно делится. Сама клетка при этом удлиняется, однако поперечные перегородки в ней не образуются и все ядра находятся в одном протопласте.

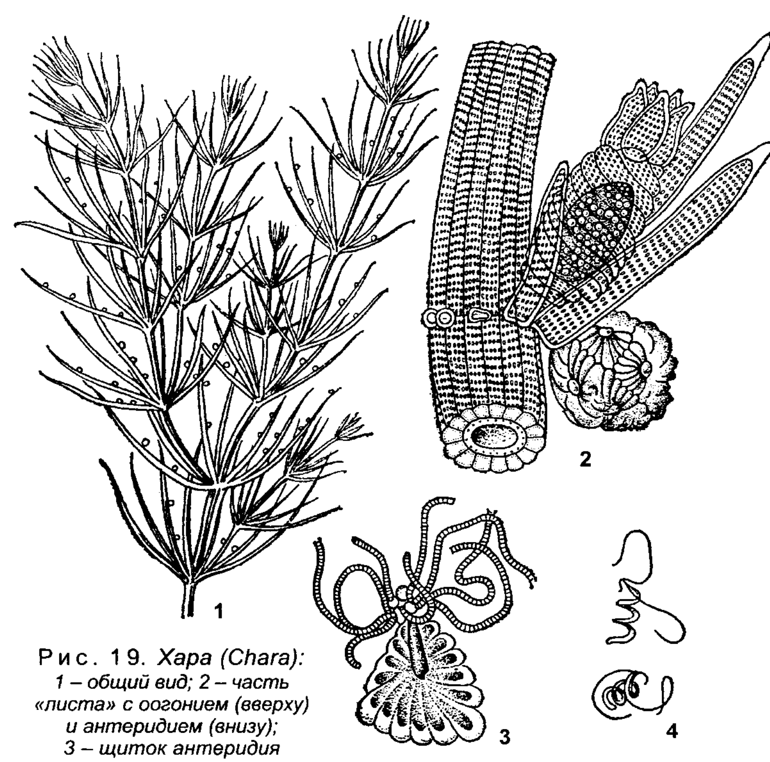


Рис. 19. *Хара (Chara):*
1 – общий вид; 2 – часть «листа» с оогонием (вверху) и антеридием (внизу); 3 – щиток антеридия со сперматогенными нитями; 4 – сперматозоиды (по Н. А. Комарницкому и соавт.)

Такие клетки уже не способны делиться, но такую возможность некоторое время сохраняют клетки, расположенные в междоузлиях. Плоскость деления у них проходит не поперек продольной оси «стебля», а параллельно ей, при этом на боковой поверхности «стебля» образуется бугорок (рис. 20). Поскольку все это радиально симметрично, в итоге образуется мутовка «листьев» (а у многих еще и «прилистников» – рис. 21) и боковых «побегов».

Интересна структура зрелой клетки. Большую часть ее объема занимает крупная вакуоль, которая оттесняет к клеточной стенке цитоплазму с ядрами. Для харовых водорослей характерна очень высокая скорость движения цитоплазмы. Ее можно разделить на два слоя – внутренний, содержащий многочисленные

ядра, и наружный, в котором находятся хлоропласты. За исключением неокрашенной полосы, пересекающей клетку вдоль ее продольной оси (рис. 22), хлоропласты очень равномерно располагаются в цитоплазме. Набор и соотношение фотосинтетических пигментов здесь такие же, как и у зеленых водорослей, поэтому и клетки харовых водорослей окрашены в равномерный зеленый цвет. В качестве запасного питательного вещества откладывается *крахмал*.

Еще одной особенностью этих водорослей является их размножение. В отличие от других водорослей, у харовых имеются многоклеточные органы полового размножения – антеридии и оогонии (рис. 23, 24). Сформировавшиеся в оогониях яйцеклетки оплодотворяются мужскими гаметами – *антерозоидами*, которых в каждом антеридии образуется до 40 000. При этом образуется зигота. У харовых она интересна тем, что ее стенка

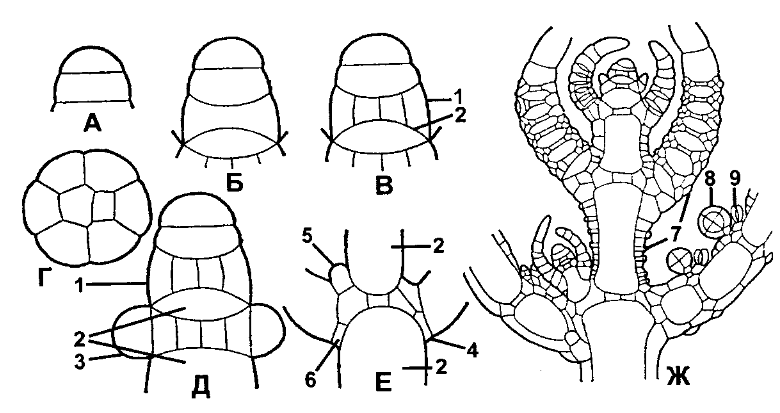


Рис. 20. *Строение верхушки стебля харофитов в продольном сечении (схематизировано):*
А – Е – схема начальных стадий верхушечного роста (А – двухклеточная стадия, Б – четырехклеточная стадия, В – начало формирования стеблевого узла и междоузлия, Г – поперечный разрез сформированного стеблевого узла, Д – начальная стадия образования листьев из периферических клеток стеблевого узла, Е – стеблевой узел с развитыми листьями и образующейся ветвью); Ж – часть стебля хары на протяжении верхних четырех мутовок; 1 – стеблевой узел; 2 – междоузлие; 3 – начальные листовые бугорки; 4 – базальный листовой узел; 5 – начальный бугорок боковой ветви стебля; 6 – клетки, образующие прилистники; 7 – клетки стеблевой и листовой коры; 8 – антеридии; 9 – оогонии (по М. М. Голлербаху)

пропитывается кремнеземом и суберином и затвердевает. Такое образование называется *ооспорой*, она имеет округлую или элипсоидную форму. Стенка ооспоры состоит из четырех слоев, два из которых окрашены в цвета от коричневато-желтого до черного. Внутри ооспоры запасаются питательные вещества – прежде всего крахмал и жировые капли. Какое-то время ооспора находится в состоянии покоя, после чего прорастает (рис. 25).

Кроме того, на ризоидах и погруженных в

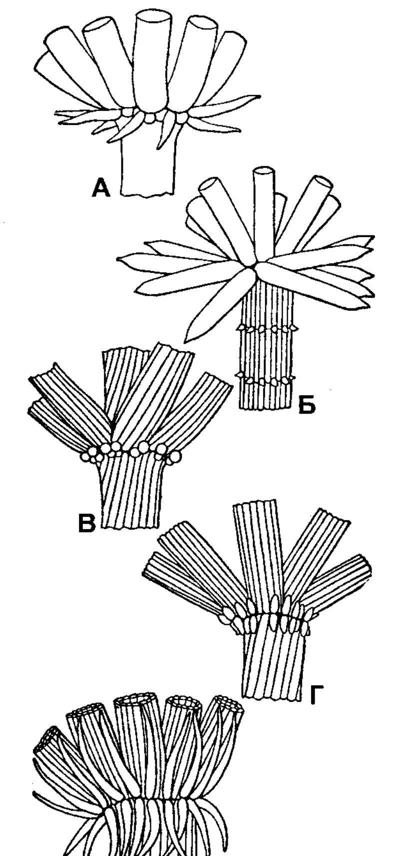


Рис. 21. *Основания листовых мутовок разных видов хары с различно развитым венчиком «прилистников»:*
А – однократный однорядный венчик Chara braunn; Б – двукратный однорядный венчик Chara gymnopitys; В – Д – двукратные двухрядные венчики (В – Chara fragilis, Г – Chara vulgaris, Д – Chara hispida) (по М. М. Голлербаху)

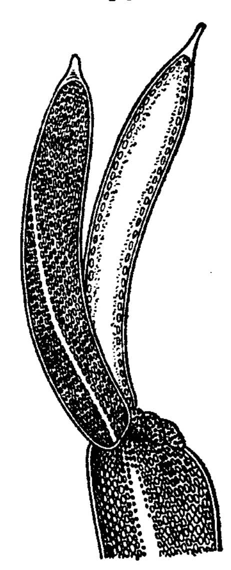


Рис. 22. *Концевая часть листа нителлы (Nitella): левый членик – вид с поверхности; правый членик – вид в продольном разрезе (по М. М. Голлербаху)*

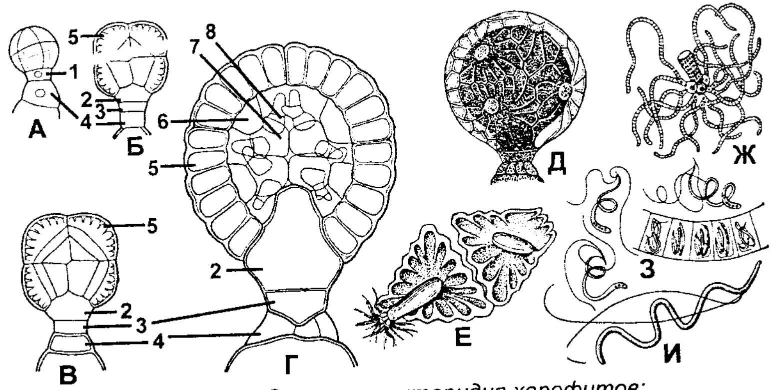


Рис. 23. *Строение антеридия харофитов:*
А – Г – последовательные стадии образования антеридия, вид с поверхности (А) и в продольном разрезе (Б – Г): А – начальная восьмиклеточная стадия; Б, В – последующие стадии обособления наружных щитовых клеток и внутренней части; Г – поздняя стадия с дифференцированной внутренней частью; Д – зрелый антеридий, вид с поверхности; Е – два щитка с рукоятками, вид изнутри; Ж – рукоятка отдельно с хорошо развитыми головками и антеридиальными нитями; З – участок антеридиальной нити с антерозоидами в клетках и снаружи; И – антерозоид при большом увеличении; 1 – исходная клетка основания; 2 – внутренняя базальная («бутылковидная») клетка; 3 – наружная базальная клетка; 4 – клетки листового узла; 5 – стенка; 6 – рукоятка, 7 – головки; 8 – антеридиальные нити (по М. М. Голлербаху)

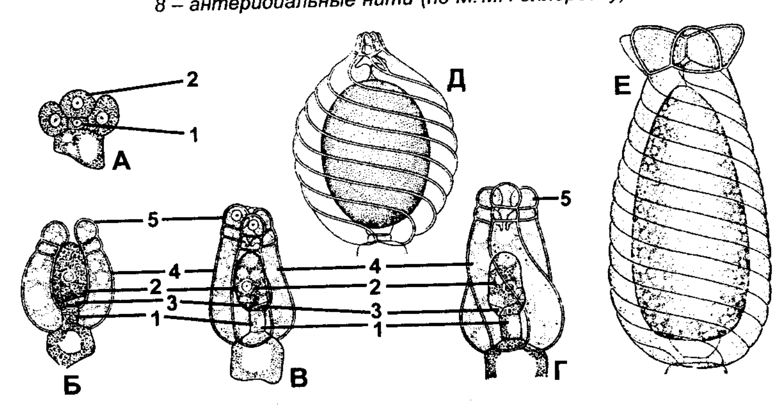
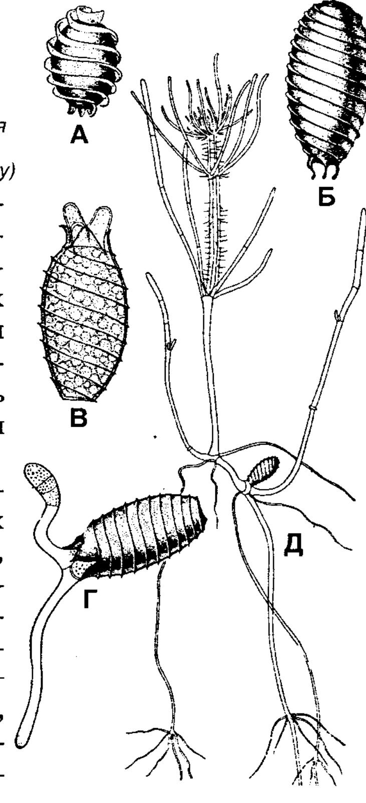


Рис. 24. *Строение оогония харофитов:*
А – Г – последовательные стадии образования оогония (А – начальная стадия, Б – Г – последующие стадии формирования яйцеклетки и обволакивающих спиральных клеток); Д – зрелый оогоний нителлы (Nitella); Е – зрелый оогоний хары (Chara); 1 – клетка листового узла; 2 – яйцеклетка; 3 – поворотные клетки; 4 – обволакивающие клетки; 5 – клетки коронки (по М. М. Голлербаху)

Рис. 25. *Ооспоры и их прорастание:*
А, Б – внешний вид зрелых ооспор нителлы (А) и хары (Б); В – Д – последовательные стадии прорастания ооспор и формирования молодого растения хары (Chara canescens) (по М. М. Голлербаху)



грунт частях «стеблей» образуются органы вегетативного размножения – клубеньки (по расположению их часто называют корневыми и стеблевыми соответственно), которые могут быть одно- и многоклеточными (см. далее рис. 29).

Харовые водоросли обычно живут в чистых пресных водоемах со стоячей водой, где на дне образуют густые заросли. Реже их можно встретить в реках и еще реже в водоемах с солоноватой водой – в местах впадения рек в моря, чисто морских форм не существует. К отделу относят около 200 видов.

8. Отдел ***Диатомовые водоросли*** представляет собой одноклеточные, колониальные или нитчатые организмы (рис. 26) с жесткой клеточной оболочкой, содержащей большое – до 50 % массы клетки – количество кремнезема. Оболочка с кремниевым панцирем устроена очень сложно и может приобретать самые различные формы, в связи с чем их делят на две большие группы – *радиально симметричные* и *билатерально симметричные*. Подвижность клеток определяется наличием продольной щели в оболочке – *шва*. Полагают, что цитоплазма, двигаясь вдоль шва, создает трение о воду, что позволяет клетке двигаться в противоположном направлении. Клетки, лишенные шва, не способны произвольно перемещать свое тело в пространстве.

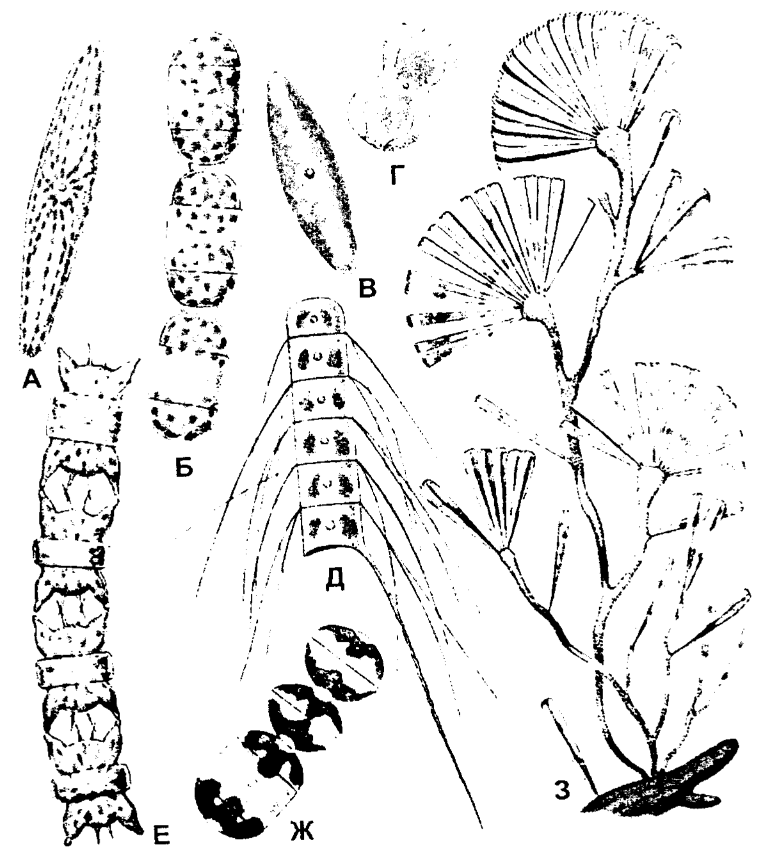


Рис. 26. *Клетки диатомовых водорослей с хлоропластами различной формы:*
А – плеуросигма (Pleurosigma sp.); Б – мелосира (Melosira moniliformis); В – навикула (Navicula sp.); Г – амфипрора (Amphiprora sp.); Д – хетоцерос (Chaetoceros subtilis var. abnormis); Е – биддульфия (Biddulphia aurita); Ж – гиалодискус (Hyalodiscus scoticus); З – ликмофора (Licmophora sp.) (по «Жизнь растений», т. 3)

Бóльшая часть объема клетки заполнена одной или несколькими вакуолями, а цитоплазма с ядром занимает пристеночное положение. Хроматофоры живых диатомовых водорослей имеют желто-бурый цвет, что определяется пигментами – *хлорофиллами а* и *с* и *каротиноидами*. После гибели клетки происходит вымывание водой каротиноидов, и доселе замаскированный ими хлорофилл становится хорошо заметным, определяя посмертную зеленую окраску хроматофоров, а заодно и всей клетки. Запасными веществами является масло и полисахариды *волютин* и *хризоза*. Диатомовые водоросли заселяют любые типы водоемов, вплоть до термальных источников, погружаясь в глубину до 50 м. Входя в состав бентоса и планктона и обладая высокой энергетической ценностью, они являются важным компонентом водных экосистем. Отдел насчитывает более 10 000 видов.

9. Отдел ***Пирофитовые водоросли*** объединяет в основном одноклеточные формы, имеющие не радиальную, а билатеральную симметрию (реже асимметричны), в связи с чем для них характерно дорзовентральное строение тела (рис. 27). При этом обычно четко выделяются спинная, брюшная и боковые части, а также неодинаковы передний и задний концы клетки. Большинство передвигается при помощи жгутиков (рис. 28), длина и функции которых

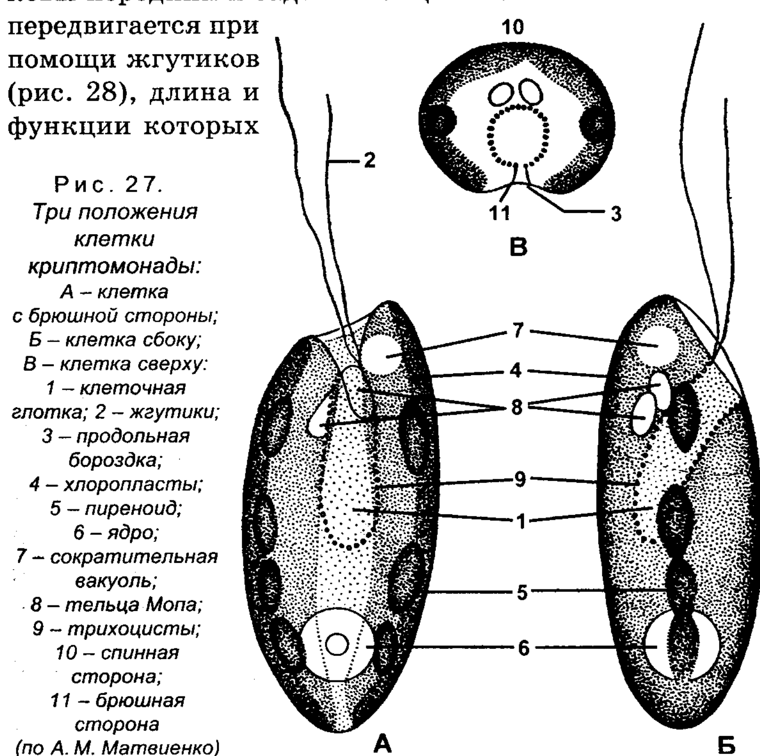


Рис. 27. *Три положения клетки криптомонады:*
А – клетка с брюшной стороны; Б – клетка сбоку; В – клетка сверху: 1 – клеточная глотка; 2 – жгутики; 3 – продольная бороздка; 4 – хлоропласты; 5 – пиреноид; 6 – ядро; 7 – сократительная вакуоль; 8 – тельца Мопа; 9 – трихоцисты; 10 – спинная сторона; 11 – брюшная сторона (по А. М. Матвиенко)

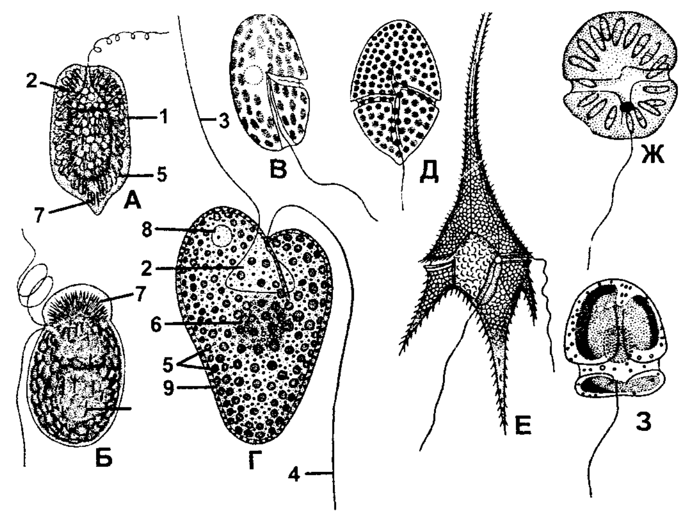


Рис. 28. *Пирофитовые водоросли (хлоромонадофитовые):*
А – гониостомум (Gonyostomum semen) – вид клетки со спинной стороны; Б – меротрихия (Merotrichia capitata); В – хемидимум (Hemidimum nasutum); Г – вакуолярия (Vacuolaria viridis) в поперечном разрезе; Д – гимниодиниум (Gymnodinium fuscum); Е – цератум (Ceratium hirundinella); Ж – гимниодиниум парадоксальный (Gymnodinium paradoxum); З – катодимум (Katodimum planmn): 1 – эктоплазма; 2 – клеточная глотка (цитофарингс); 3 – жгутик локомоторный; 4 – жгутик рулевой; 5 – хлоропласты; 6 – ядро; 7 – трихоцисты; 8 – сократительная вакуоль; 9 – слизистые тельца (по А. М. Матвиенко)

неодинаковы. Для многих характерно наличие сложно устроенной оболочки. Обязательным условием для пирофитовых водорослей является наличие бороздок, расположенных на брюшной стороне тела. Их может быть две или одна.

В клетке находятся несколько хроматофоров, содержащих пигменты: *хлорофиллы а, с* и *каротиноиды.* Соотношение этих пигментов обеспечивает удивительно разнообразную окраску хроматофоров – от оливкового до коричневого цветов. Запасными веществами являются липидные капли и зерна крахмала. Пирофитовые водоросли распространены повсеместно, они обитают во всех типах водоемов. Количество видов, входящих в отдел, достаточно велико – до 1100, но, как и в случае с эвгленовыми, на изучение этих организмов претендуют и зоологи, относя их к растительным жгутиконосцам в подцарстве простейших.

Напомним, что, *будучи прокариотами, синезеленые водоросли (цианобактерии) не могут быть отнесены к настоящим водорослям,* поэтому здесь они не описаны.

РАЗМНОЖЕНИЕ ВОДОРОСЛЕЙ

Водоросли увеличивают свою численность различными способами, важнейшими из них являются *вегетативное, бесполое* и *половое* размножение.

Вегетативное размножение представляет собой деление клетки одноклеточных водорослей или отделение по различным причинам от слоевища частей (если рассматриваются многоклеточные формы). Таких причин может быть очень много. У нитчатых форм это расщепление нити на две новые нити или распадение их на одно- или многоклеточные части. Слоевища истинно многоклеточных водорослей могут разделяться из-за механического воздействия потоков воды, различных водных обитателей, деятельности человека и т. д. Оторванные части водорослей, прикрепленных к подводному субстрату и входящих в состав бентоса, как правило, не погибают, но их дальнейшее развитие отличается от прикрепленных (бентосных) растений. В частности, у них повторно не образуются ризоиды, поэтому оторванные части переносятся током воды, часто сбиваясь в крупные массивы. Нарастание слоевища при этом не прекращается, но и здесь могут быть обнаружены некоторые морфологические особенности. Другой особенностью оторванных частей является их неспособность образовывать собственные органы размножения (как полового, так и бесполого).

Многие водоросли для вегетативного размножения образуют специальные структуры. Например, некоторые бурые водоросли образуют на талломах своеобразные «почки», которые затем отламываются и дают начало новым слоевищам. Как уже упоминалось, у харовых водорослей на ризоидах и погруженных в грунт участках «стеблей» образуются одно- или многоклеточные клубеньки, которые после периода зимнего покоя прорастают в новые растения (рис. 29). У некоторых нитчатых

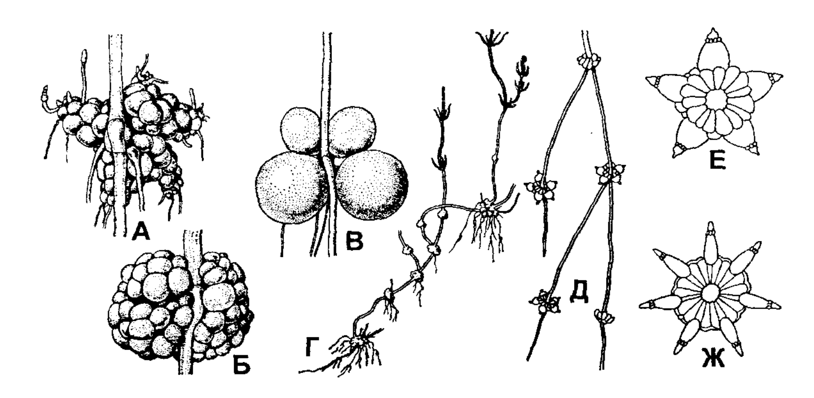


Рис. 29. *Нижняя часть стебля, ризоиды и клубеньки харофитов: А – В – многоклеточные (А, Б) и одноклеточные (В) корневые клубеньки хары, образовавшиеся на ризоидах (А – Chara baltica, Б – Chara fragifera, В – Chara aspera); Г – Ж – клубеньки, образовавшиеся из стеблевых узлов на нижних погруженных в ил побегах: Г – у Chara baltica (при слабом увеличении), Д – Ж – у Nitellopsis obtusa (при слабом и сильном увеличении) (по М. М. Голлербаху)*

водорослей при наступлении неблагоприятных условий определенные клетки утолщают свою оболочку и накапливают в протопласте большой запас питательных веществ. Такие клетки способны долгое время находиться в состоянии покоя, что позволяет им пережидать неприятную для них ситуацию. Название покоящихся клеток – *акинеты* (*греч.* а- – частица отрицания, kineticos – относящийся к движению) указывает на их статичность и неподвижность. От спор они отличаются тем, что оболочка акинеты образуется непосредственно из оболочки клетки, а не внутри нее.

Бесполое размножение осуществляется с помощью различного рода *спор* (*греч.* spora – сев, семя). Их образование происходит внутри соответствующих клеток и всегда сопровождается выходом из оболочек последних (этим они отличаются от акинет). Споры развиваются или в обычных вегетативных клетках, или в особых, именуемых *спорангиями* (*греч.* spora – сев, семя, angeion – сосуд), которые морфологически отличаются от вегетативных (рис. 30).

Развитие спор сопровождается делением ядра, которое может происходить несколько раз в зависимости от количества образующихся спор (причем у разных

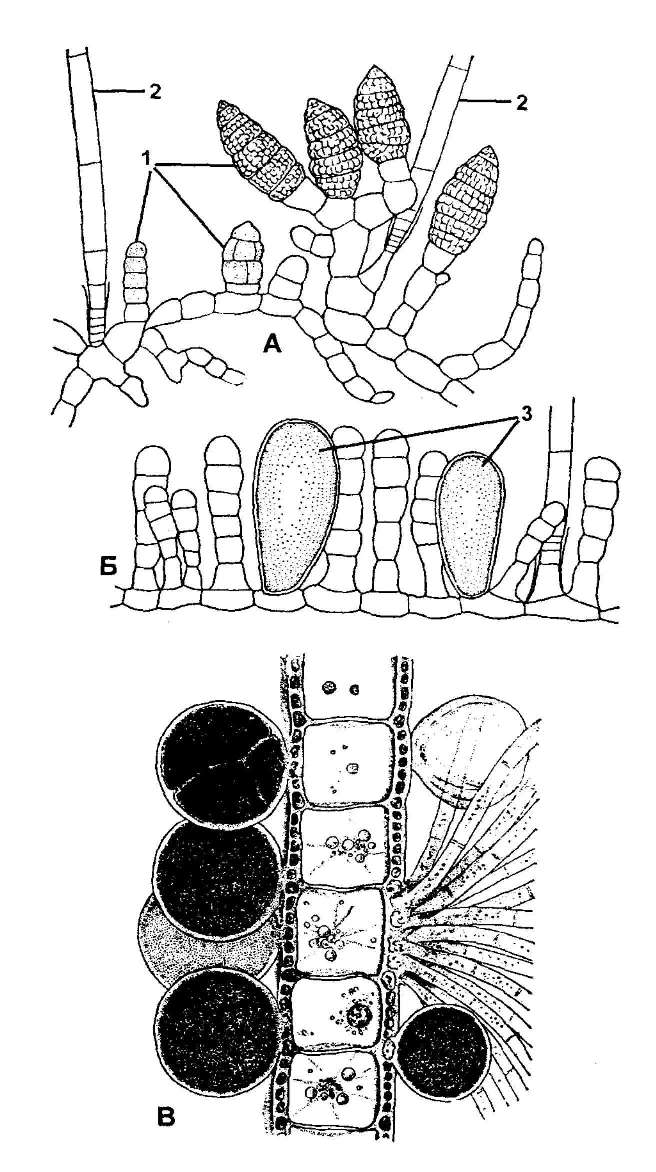


Рис. 30. *Строение спорангиев: А – стреблонема (Streblonema); Б – мирионема (Myrionema); В – продольный разрез слоевища диктиоты (Dictyota); 1 – многогнездные спорангии на разных стадиях развития, 2 – волоски с базальной зоной роста; 3 – одногнездные спорангии (по Ю. Е. Петрову)*

групп водорослей ядро может делиться путем митоза или мейоза). Они в дальнейшем окружаются более или менее плотной оболочкой и выходят через образующееся отверстие в оболочке исходной материнской клетки.

Классификация спор осуществляется по различным критериям. Если споры снабжены жгутиками и способны активно передвигаться, они называются *зооспорами* (*греч.* zoon – животное – рис. 31). В тех случаях, когда споры имеют плотную оболочку и лишены жгутиков, а потому неподвижны, их называют *апланоспорами*. Если образующаяся оболочка имеет очень большую толщину, спора способна к длительному покою и называется *гипноспорой*. Следует отметить, что большинство водорослей образуют зооспоры. В других случаях при определении спор указывается их численность в материнской клетке или спорангии – *моноспоры*, *биспоры*, *тетраспоры* и т. д.

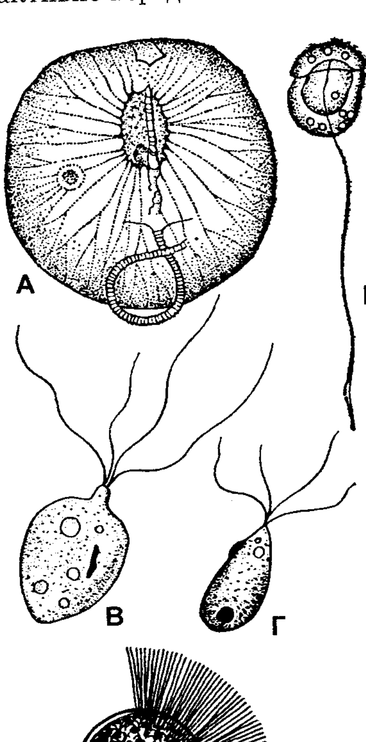


Рис. 31. *Зооспоры:*
А, Б – ночесветка (Noctiluca) – общий вид (А), зооспора (Б); В – макрозооспора улотрикса (Ulothrix zonata); Г – микрозооспора того же вида; Д – дербезия (Derbuesia)

Половое размножение, в отличие от бесполого, всегда сопровождается слиянием двух клеток, у которых в ядрах имеется лишь по одному набору хромосом, характерному для этого вида организмов, т. е. эти клетки гаплоидны. В результате *образуется диплоидная клетка – зигота, из которой развивается водоросль или же формируются зооспоры.*

Если сливаются две обычные вегетативные клетки, процесс называется *хологамией* (*греч.* holos – весь, gamos – брак), такой процесс свойствен некоторым колониальным жгутиковым. Если сливаются вегетативные клетки, не имеющие жгутиков, половой процесс именуется *конъюгацией* (*лат.* conjugatio – сопряжение, совокупление) (некоторые зеленые водоросли). У остальных водорослей сливаются клетки, специализированные для полового размножения, – *гаметы* (*греч.* gametes – супруг, gamete – супруга), которые образуются в половых органах – *гаметангиях* (*греч.* angeion – сосуд). Подвижные гаметы принято считать мужскими (они часто имеют меньшие размеры), а неподвижные – женскими. В ряде случаев гаметы выглядят более или менее одинаково, и тогда их половую принадлежность определить трудно. В зависимости от строения сливающихся гамет выделяют три типа полового размножения – *изогамию*, *анизогамию* и *оогамию* (рис. 32).

Изогамия (*греч.* isos – равный, одинаковый, gamos – брак) – это слияние двух совершенно одинаковых гамет.

Анизогамия (*греч.* an- – частица отрицания, isos – равный, одинаковый, gamos – брак), или ***гетерогамия*** (*греч.* heteros – другой, gamos – брак), представляет собой слияние гамет, различающихся между собой по размерам или подвижности.

Оогамия (*греч.* oon – яйцо, gamos – брак) является наиболее высокоорганизованным типом полового размножения. В нем участвуют гаметы, отличающиеся как размерами, так и подвижностью. Крупную и неподвижную называют *яйцеклеткой*, она содержит запас питательных веществ, необходимый для последующего развития зиготы, а значительно более мелкую гамету – *сперматозоидом* (*греч.* sperma, spermatos – семя, zoon – животное, eidos – вид), или *антерозоидом* (*греч.* antheros – цветущий, zoon – животное, eidos – вид), она снабжена жгутиком и способна активно перемещаться в поисках яйцеклетки.

Напомним, что гаметы образуются в особых структурах, являющихся, по существу, половыми органами (рис. 33). Женские органы называются *оогониями* (их

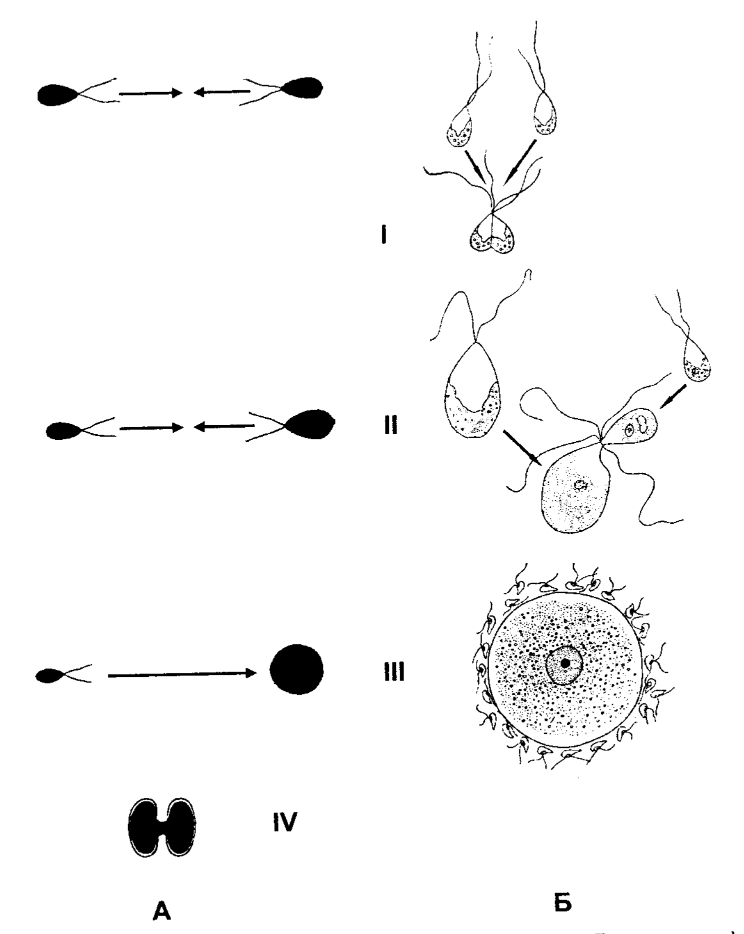


Рис. 32. *Типы полового размножения (А – схема; Б – примеры): I-А – изогамия, I-Б – изогамия у улотрикса (Ulotrix zonata); II-А – гетерогамия, II-Б – гетерогамия у хламидомонады (Chlamydomonas braunii); III-А – оогамия, III-Б – оогамия у бурой водоросли фукуса (Fucus vesiculosus); IV-А – конъюгация (по В. Х. Тутаюк, с изменениями и дополнениями)*

не следует путать с одноименными первичными женскими половыми клетками животных), мужские – *антеридиями*. За исключением харовых водорослей, которые имеют многоклеточные половые органы, у остальных водорослей органы полового размножения состоят из одной клетки.

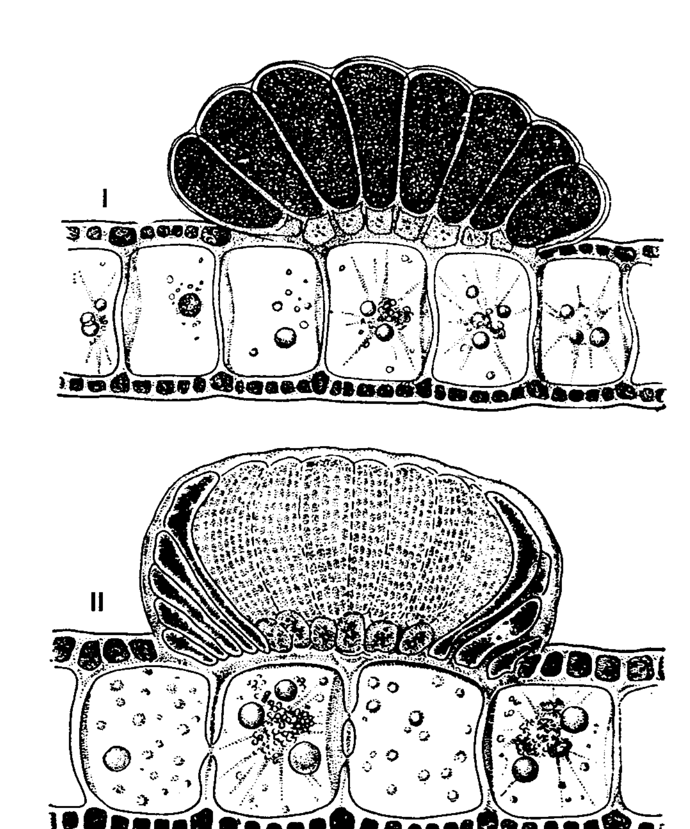


Рис. 33. *Продольный разрез слоевища диктиоты (Dictyota): I – с женскими гаметангиями; II – с мужскими гаметангиями (по Ю. Е. Петрову)*

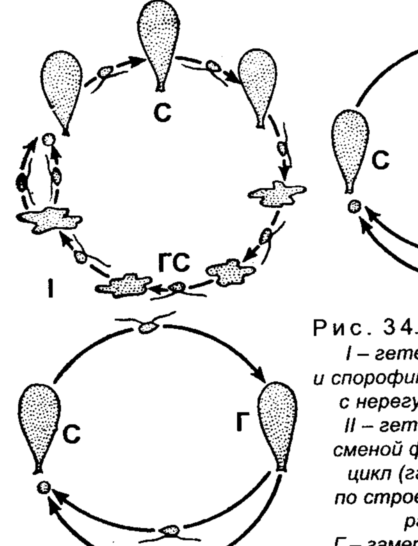
У некоторых водорослей яйцеклетки и сперматозоиды могут образовываться на разных талломах. Такие формы называют *двудомными*, в отличие от *однодомных*, у которых на одном слоевище развиваются гаметы обоих типов. Это относится к водорослям, у которых гаметы различаются между собой. У изогамных форм сливающиеся гаметы также могут образовываться на одном растении, такие водоросли называются *гомоталличными*, или на разных – у *гетероталличных* видов. Для различения морфологически одинаковых талломов, но продуцирующих разные типы гамет,

используют простые обозначения – плюс (+) и минус (–) талломы. Аналогично называются и гаметы, которые они образуют.

ЧЕРЕДОВАНИЕ ПОКОЛЕНИЙ

Некоторые водоросли способны на одном талломе образовывать органы как бесполого размножения, так и полового. Такие растения называют *гаметоспорофитами* (*греч.* gametes – супруг, spora – семя, phyton – растение). Если же органы полового и бесполого размножения образуются на разных растениях, имеет место чередование поколений. Растения, на которых развиваются половые органы, называются *гаметофитами* (*греч.* gametes – супруг, phyton – растение), растения, образующие органы бесполого размножения, – *спорофитами* (*греч.* spora – семя, phyton – растение).

Чередование поколений определяет и смену гаплоидной (*греч.* haploos – одиночный, eidos – вид) и диплоидной (*греч.* diploos – двойной, eidos – вид) стадий



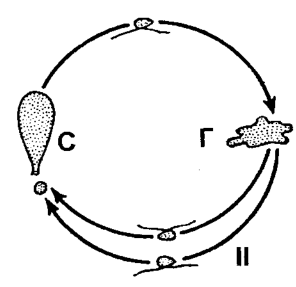
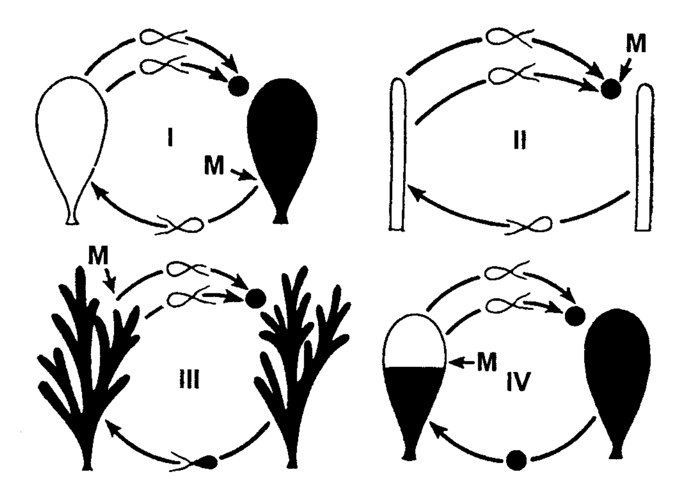


Рис. 34. *Циклы развития водорослей: I – гетероморфный цикл (гаметофит и спорофит имеют неодинаковое строение) с нерегулярной сменой форм развития; II – гетероморфный цикл с регулярной сменой форм развития; III – изоморфный цикл (гаметофит и спорофит сходны по строению) с регулярной сменой форм развития; С – спорофиты; Г – гаметофиты; ГС – гаметоспорофиты (по Ю. Е. Петрову, с изменениями)*



□ – *Гаплоидные слоевища или их части, зооспоры, гаметы, зиготы*
■ – *Диплоидные слоевища или их части, зооспоры, гаметы, зиготы*
M – *Место мейоза*

Рис. 35. *Смена ядерных фаз у водорослей: I – спорическая редукция (ульва); II – зиготическая редукция (сфероплея, лишние ядра редуцируются); III – гаметическая редукция (кладофора собранная); IV – соматическая редукция (празиола стебельчатая) (по Ю. Е. Петрову)*

в жизни водорослей (рис. 34). В отличие от высших растений, у которых соответствующие стадии строго закономерно сменяют друг друга, у низших редукционное деление ядра, уменьшающее вдвое число наборов в нем хромосом, случается на разных этапах развития, в связи с чем выделяют несколько типов редукции (рис. 35).

Гаметическая редукция (*лат.* reducere – приводить обратно, возвращать, отодвигать назад), характерная для животных, встречается и у водорослей (например, у диатомовых). При этом уменьшение числа хромосом происходит непосредственно при образовании гамет.

Спорическая редукция, присущая всем высшим растениям, имеет место и у некоторых водорослей, она осуществляется при образовании спор.

Зиготическая редукция наблюдается, если первое деление зиготы происходит по типу мейоза.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФОРМЫ ВОДОРОСЛЕЙ

Несмотря на то что водоросли возникли и исторически развивались в воде, они заселили самые разнообразные экологические ниши почти во всех водоемах, а некоторые виды успешно живут даже при минимальном увлажнении на суше или в почве. В связи с этим выделяют основные экологические формы водорослей: 1) пресноводные водоросли; 2) водоросли морей и океанов; 3) бéнтосные (донные) водоросли (см. рис. 1, 16, 17); 4) фитопланктон (см. рис. 13); 5) водоросли ледников (рис. 36); 6) водоросли термальных источников; 7) наземные водоросли (рис. 37); 8) почвенные водоросли (рис. 38).

ЗНАЧЕНИЕ ВОДОРОСЛЕЙ

Имеет смысл отдельно рассмотреть влияние водорослей на нормальное течение различных процессов в водных сообществах и их значимость в жизни человека.

Появившись в археозойской эре (с точки зрения теории эволюции), первые примитивные водоросли бурно развивались в протерозое и во всех последующих крупных хронологических периодах. Результатом стали колоссальные донные отложения, дошедшие до нашего времени в виде массивов горных пород. Водоросли и сейчас, наряду с кораллами, активно участвуют в образовании рифов (красные водоросли литотамнии). Но деятельность водорослей отнюдь не была ограничена влиянием на геологические процессы. Будучи, наряду с прокариотическими синезелеными водорослями, фототрофами и имея фотосистему II, позволяющую на свету разлагать воду и выделять при этом молекулярный кислород, водоросли насытили им воду, а заодно и атмосферный воздух, что позволило существовать всем аэробным организмам.

Неоценимо значение водорослей для существования водных сообществ как продуцентов первичной органической массы. Однако здесь надо учитывать тот

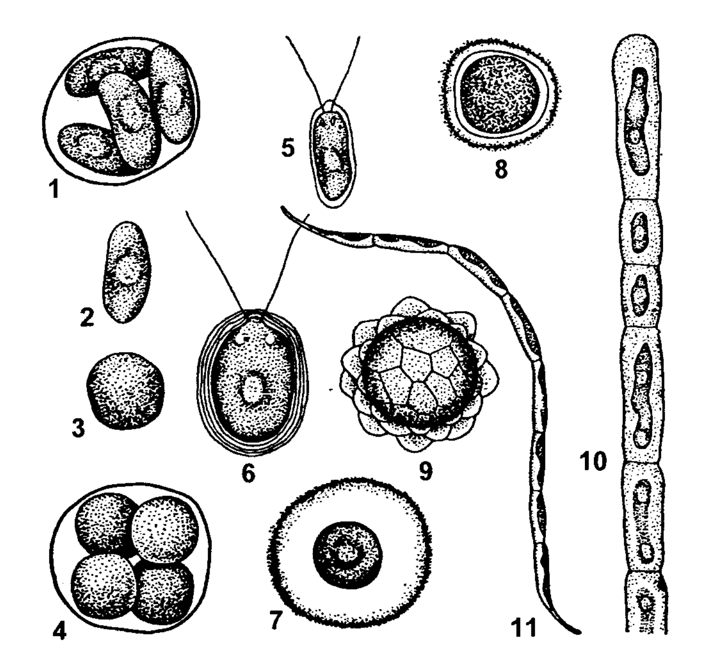


Рис. 36. *Водоросли, вызывающие «цветение» снега:*
1 – 9 – хламидомонада снежная (Chlamydomonas nivalis), вызывающая красную окраску снега; 10 – рафидонема снежная (Rhaphidonema nivale), вызывающая зеленую окраску снега; 11 – анцилонема Норденшельда (Ancylonema nordenskioeldii), вызывающая коричневую окраску снега и льда (по М. М. Голлербаху)

факт, что, несмотря на обширную поверхность Мирового океана, приемлемые условия для жизни бентосных форм водорослей имеются далеко не везде. Прежде всего это связано с большой глубиной и отсутствием в связи с этим необходимого для фотосинтеза света. Поэтому большая часть водорослей глубоководных водоемов представлена планктонными формами. Несмотря на то что суммарная сухая масса водорослей значительно уступает массе наземных растений (кроме того, относительная масса водорослей ниже, чем относительная масса водных животных), удивительно высокая скорость воспроизводства делает их основой всех трофических цепей. Иными словами, микроскопические водоросли размножаются с такой скоростью, что их просто не успевают съесть питающиеся ими животные.

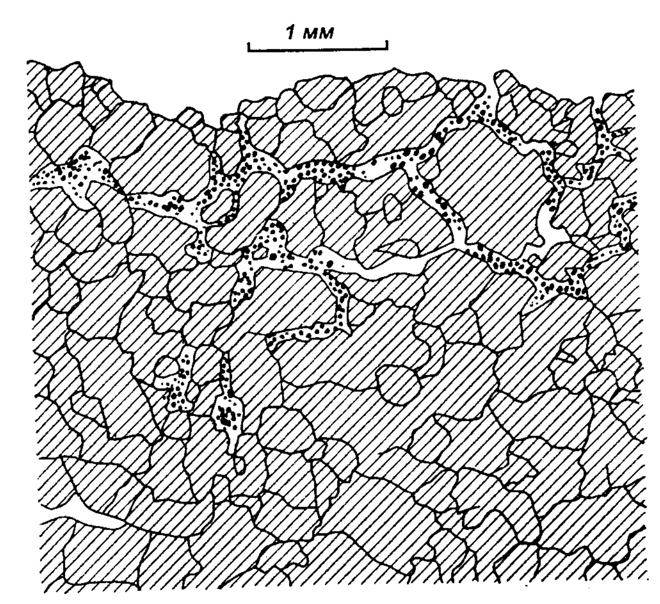


Рис. 37. *Схематическое изображение поперечного среза скалы с поселением хазмолитических водорослей (водоросли, заселяющие трещины скал) по трещинам породы (по М. М. Голлербаху)*

Полагают, что на долю водорослей приходится от тридцати до пятидесяти процентов ежегодной массы органического вещества, синтезируемой сообща всеми фототрофными организмами.

Однако высокая скорость размножения микроскопических водорослей может быть причиной серьезных экологических нарушений. Например, это может привести к «цветению» воды, в результате чего в ней резко снижается содержание кислорода (он расходуется аэробными бактериями-сапрофитами, которые утилизируют огромные скопления мертвых клеток водорослей). Из-за этого жизнь всех водных организмов сильно затрудняется, что даже приводит к их массовой гибели.

Роль водорослей в жизни человека разнообразна (рис. 39). Прежде всего во многих странах отдельные виды употребляют в пищу. В частности, «красный морской салат» изготовляют из красной водоросли

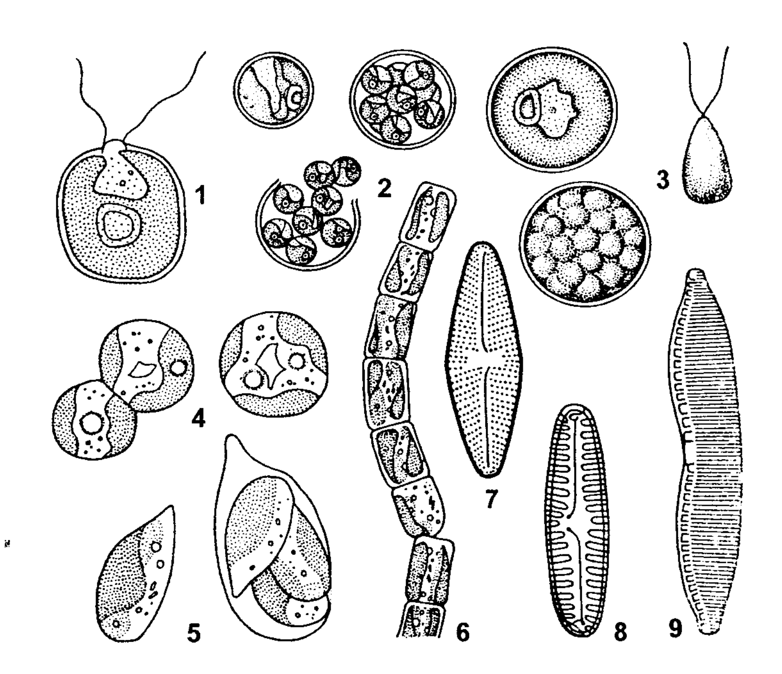


Рис. 38. *Наиболее обычные водоросли, обитающие в почве: 1 – 3 – зеленые водоросли (1 – Chlamydomonas atactogama, отдельная клетка в вегетативном состоянии, 2 – Chlorella vulgaris, отдельная клетка, образование автоспор и выход их из материнской клетки, 3 – Chlorococcum humicola, отдельная клетка, образование зооспор и зооспора отдельно); 4 – 6 – желто-зеленые водоросли (4 – Pleurochloris magna, отдельные клетки разных размеров, 5 – Monodus acuminata, отдельная клетка и образование автоспор, 6 – Heterothrix exilis, участок нити); 7 – 9 – диатомовые водоросли (7 – Navicula mutica, 8 – Pinnularia borealis; 9 – Hantzschia amphioxys) (по Э. А. Штина)*

порфиры. Морской капустой называют бурую водоросль ламинарию, в которой ценят не только вкусовые качества, но и способность выводить из тела человека радионуклиды. Кроме того, ламинария содержит большое количество витаминов и минеральных элементов. Эти и многие другие водоросли едят в сыром виде, а также активно используют для приготовления различных блюд.

В больших количествах из слоевищ водорослей (особенно красных) добывают агар-агар. Его широко используют в пищевой промышленности для приготовления различного рода желе, мармеладов, пастилы и

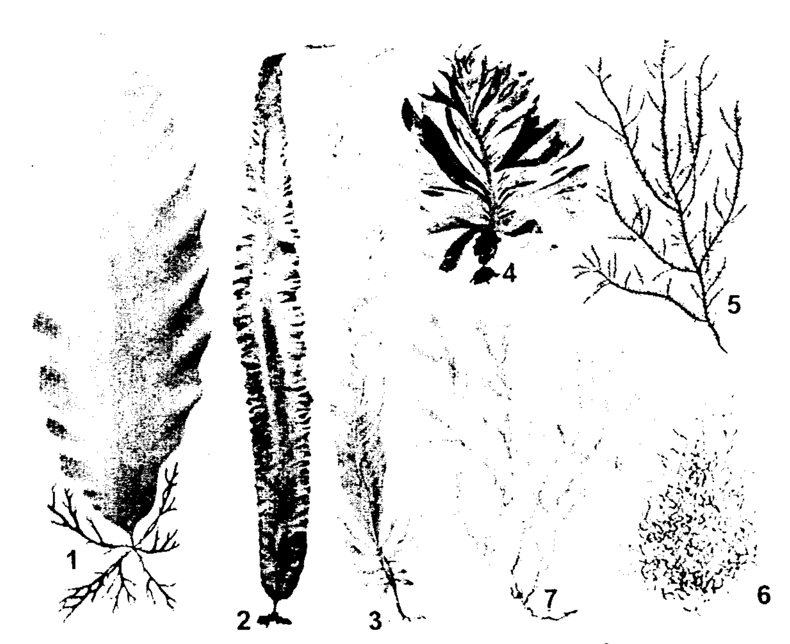


Рис. 39. *Промысловые бурые и красные водоросли: 1 – порфира (Porphyra variegata); 2 – ламинария японская (Laminaria japonica); 3 – алария съедобная (Alaria esculenta); 4 – ундария перистонадрезная (Undaria pinnatifida); 5 – гелидиум тонкий (Gelidium tenue); 6 – анфельция складчатая (Ahnfeltia plicata); 7 – филлофора жилковатая (Phyllophora nervosa) (по «Жизнь растений», т. 3)*

других продуктов. Кроме того, агар-агар применяют при производстве бумаги, на биотехнологических предприятиях (в качестве отвердителя питательных сред, на которых культивируются микроорганизмы) и в микробиологических лабораториях.

В большом количестве из водорослей получают альгиновую кислоту. Ее широко применяют в пищевой промышленности из-за способности образовывать гели, а также во многих технологических процессах благодаря очень высокой склеивающей способности. В водорослях находится большое количество калия, поэтому в прибрежных районах их используют в качестве удобрения. Высокое содержание йода долгое время делало водоросли основным промышленным источником получения этого ценного элемента.

Благодаря малым размерам и высочайшей репродуктивной способности микроскопические водоросли активно используют в генной и клеточной инженерии.

Значительный интерес для биотехнологии представляет одноклеточная водоросль хлорелла. Она неприхотлива, быстро размножается и способна в больших количествах накапливать ценные продукты. В частности, в сухом веществе хлореллы содержание углеводов достигает 10 – 20%, белков 50 – 60%, а липидов до 30%, причем весьма важным обстоятельством является высокое содержание в них ненасыщенных жирных кислот, что придает им диетические свойства.

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Какие организмы относят к царству растений?
2. Чем автотрофы отличаются от гетеротрофов? Какие группы автотрофных организмов вы знаете?
3. По каким признакам растения делят на низшие и высшие?
4. Чем характеризуются водоросли?
5. Какие морфологические группы водорослей вы знаете? Приведите примеры.
6. На какой глубине можно обнаружить водоросли? С чем это связано?
7. Чем определяется окраска водорослей? Зависит ли соотношение фотосинтетических пигментов от среды обитания водорослей?
8. Как размножаются водоросли?
9. По каким признакам различают гомоталличные и гетероталличные водоросли?
10. Как происходит чередование поколений?
11. На каких этапах развития у водорослей происходит редукционное деление?
12. Какие экологические группы водорослей вы знаете?
13. Какие приспособления выработали водоросли, ведущие планктонный образ жизни?
14. В чем состоит значение водорослей в природе и в хозяйственной деятельности человека?

ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ

С точки зрения теории эволюции возникновение высших растений связано с освоением новой среды обитания – наземной. Приспособление к совершенно иным условиям привело к значительному усложнению организации. Это выразилось в появлении четко дифференцированных тканей, специализированно выполняющих конкретные функции (подробнее об этом рассказано в разделах, посвященных тканям и органам растений). В связи с этим тело высших растений уже не представляет собой слоевище, а расчленено на вегетативные органы, главными из которых будут побег и корень. **Наличие большого числа тканей и расчленение тела на вегетативные органы являются отличительной чертой высших растений.**

Другой особенностью являются **всегда** многоклеточные органы полового и бесполого размножения. Органы полового размножения – *гаметангии*: мужские – *антеридии* и женские – *архегонии* (*греч.* arche – начало и gone – рождение, происхождение). Все они защищены оболочкой, образованной стерильными (т. е. бесплодными) клетками, что резко отличает половые органы высших растений от многоклеточных гаметангиев водорослей, в которых все клетки способны трансформироваться в гаметы.

В *антеридиях*, как правило, образуется большое количество мелких мужских гамет, их называют *сперматозоидами* (неподвижные мужские гаметы большинства голосеменных называются *спермиями*, *греч.* sperma – семя). В *архегониях*, напротив, развивается лишь одна крупная неподвижная яйцеклетка. В отличие от мужских гамет, яйцеклетки снабжены значительным запасом питательных веществ. Степень развитости гаметангиев у высших растений напрямую связана с уровнем организации гаметофита: чем он выше, тем лучше развиты половые органы. У мхов они многочисленны, у папоротникообразных их меньше, у голосеменных

они подвергаются значительной редукции, а у некоторых из них и у всех цветковых не образуются вовсе.

Образовавшаяся в результате слияния мужской и женской гамет *зигота* у высших растений всегда дает начало группе недифференцированных клеток, которые в своей совокупности называются *зародышем*. **Все они генетически детерминированы на специализацию в определенном направлении.** Напомним, что у низших многоклеточных растений образовавшиеся в результате деления зиготы клетки практически сразу же используются для построения слоевища и в последующем изменяются мало.

Всем высшим растениям свойственно наличие двух жизненных фаз, закономерно сменяющих друг друга, – *гаметофита* и *спорофита*. Вместе они образуют *жизненный цикл* высшего растения. *Гаметофит* развивается из споры и представляет собой поколение, способное размножаться половым способом, т. е. посредством слияния гаплоидных клеток-гамет с образованием диплоидной зиготы. Поскольку *гаметы у высших растений всегда образуются в результате митоза* (что принципиально отличает их от животных), само тело гаметофита также построено из гаплоидных клеток. Поэтому фазу гаметофита еще называют *гаметофазой*, или *гаплофазой*. Следует отметить, что на одном растении одновременно могут развиваться как мужские половые органы, так и женские. Такой гаметофит называют *однодомным*. В других случаях гаметофиты растений, относящихся к одному и тому же виду, формируют либо только мужские органы, либо только женские. Такие гаметофиты называются *двудомными*.

Спорофит развивается из зиготы. Он размножается бесполым путем (посредством спор), и его тело образовано клетками с диплоидным набором хромосом (соответственно другое название этого поколения – *диплофаза*). Спорофит не образует половые органы, и споры развиваются в особых многоклеточных структурах – *спорангиях*. Наиболее просто устроенные спорангии имели

риниофиты – древнейшие высшие растения, которые давно вымерли. Полагают, что они возникли в результате концентрации спорогенной ткани на верхушках теломов (верхушечных веточек примитивных высших растений). С точки зрения эволюционной теории в дальнейшем теломы прогрессивно уплощались (для увеличения фотосинтетической поверхности) и дали начало теломным листьям, которые в настоящее время наиболее широко распространены среди высших растений. Первоначально споры продуцировали все теломные листья, но в последующем в большинстве случаев произошло разделение листьев на образующие споры – *спорофиллы* и не образующие их – *трофофиллы*, или вегетативные листья, обеспечивающие только процессы фотосинтеза. Однако нередко один и тот же лист выполняет обе функции – и снабжения растения первичными органическими веществами, и продукции спор (например, листья папоротников). Следует помнить, что, *несмотря на то что спорофит образован диплоидными клетками, споры гаплоидны и всегда образуются в процессе мейоза из материнских клеток-предшественников*. Количество образовавшихся при этом дефинитивных спор зависит от того, какое это растение – равноспоровое или разноспоровое. У *равноспоровых* в результате мейотического деления возникает четыре споры (тетрада), причем все они имеют одинаковое строение и размеры и на развивающихся из них гаметофитах формируются как мужские, так и женские половые органы. У *разноспоровых* образуются споры двух типов – *мегаспоры* и *микроспоры*. Мегаспоры имеют более крупные размеры (о чем говорит и их название). В *мегаспорангиях*, которые формируются на *мегаспорофиллах*, в результате мейоза образуется лишь по одной мегаспоре (другие три клетки меньшего размера погибают). Мегаспоры традиционно называют женскими спорами (употребление этого термина в прямом смысле некорректно, поскольку спорофит представляет собой бесполое поколение, поэтому отдельные особи

изначально нельзя делить на мужские и женские), а развивающийся из них гаметофит формирует только женские половые органы – архегонии.

В процессе мейоза образуются по четыре микроспоры. Они развиваются в *микроспорангиях* на *микроспорофиллах*. Их по традиции считают мужскими спорами, поскольку на развивающихся из них гаметофитах формируются только мужские половые органы – антеридии. Гаметофит равноспоровых, как правило, хорошо развит, и его фотосинтетическая активность вполне обеспечивает органическими веществами половые органы. Напротив, у разноспоровых гаметофит в значительной мере редуцирован. Часто он не выходит за пределы споры, а потому не фотосинтезирует. Необходимые для развития половых органов (которые формируются в значительно меньших количествах по сравнению с равноспоровыми) органические вещества изначально запасаются в споре за счет спорофита.

В зависимости от преобладания гаплоидной или диплоидной фазы высшие растения делят на две группы. Первую составляют растения, у которых преобладает гаметофит, а спорофит развит слабо. Ими являются мохообразные. Вторая группа значительно больше и включает в себя растительные организмы, у которых превалирует спорофит, гаметофит при этом в большей или меньшей степени подвергается редукции. Сюда относят папоротникообразные, голосеменные и покрытосеменные.

Как мы уже отмечали выше, организм высших растений образован специализированными клетками, которые выполняют определенную функцию (или функции), но при этом их жизнедеятельность зависит от функционирования других клеток. Наличие дифференцированных тканей ведет к расчленению тела растения на вегетативные органы. Поэтому прежде чем начать рассматривать отдельные систематические группы высших растений, целесообразно детально изучить организацию растительных тканей и строение вегетативных органов.

ТКАНИ РАСТЕНИЙ

Ткани присущи только многоклеточным организмам. Они развиваются из меристем и в конечном итоге состоят из клеток и образуемого ими межклеточного вещества, которые объединяются сходным происхождением, строением и совместно выполняют общие функции. У растений выделяют довольно много различных типов тканей, однако их количество и степень дифференцированности напрямую зависят от систематического положения растительного организма. Так, у простых многоклеточных водорослей клетки мало отличаются друг от друга. У более сложно устроенных бурых водорослей уже имеются проводящие, механические, ассимиляционные и запасающие ткани. А у эволюционно продвинутых высших растений насчитывается несколько десятков (у покрытосеменных до 80) четко выраженных тканей.

Ткани растений могут включать один или несколько типов клеток. По этому признаку их делят на две группы: *простые* и *сложные*. Особенностью растительных тканей является то обстоятельство, что они, в отличие от тканей животных, не образуют внутренних органов. Кроме того, специализированные клетки могут быть разбросаны по одиночке или группами по всему телу растения, в виде *идиобластов* (например, твердые склереиды в спелых плодах груши). Если ткани животных состоят только из живых клеток и межклеточного вещества, то растительные ткани могут содержать мертвые клетки, которые численно часто превалируют над живыми. Более того, мертвые клетки (точнее, их оболочки) при этом зачастую выполняют основную функцию ткани (к примеру, ксилема). Следует заметить, что главная выполняемая функция в тканях со временем может изменяться, и даже не один раз. Например, по элементам ксилемы сначала транспортируется вода с растворенными в ней веществами от корня к листьям, а затем жесткие оболочки клеток выполняют только механическую функцию.

ОБРАЗОВАТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ (МЕРИСТЕМЫ)

Меристемы (*греч.* meristos – делимый, делитель) стоят особняком среди других, поскольку состоят из живых недифференцированных клеток, способных постоянно делиться. В онтогенезе этот тип растительных тканей возникает первым в результате деления зиготы. На ранних этапах развития весь зародыш состоит из меристем. Затем из них образуются все ткани растения.

Процесс детерминации (*лат.* determinare – определять) происходит следующим образом. Сначала в клетке возникает полярность. Она выражается в неодинаковой организации полюсов клетки. Полярность наблюдается уже в яйцеклетке, которая находится в зародышевом мешке. Так, у нее выделяют халазный полюс и полюс, обращенный к пыльцевходу (микропиле). Полярность меристематических клеток, которые детерминируются в клетки различных тканей, определяется различными факторами окружающей среды. Такие факторы могут иметь физическую природу (температура, свет, сила притяжения Земли и т. д.) или химическую (ионы, фитогормоны и другие вещества, выделяемые микроокружением). Детерминация приводит к внутриклеточным биохимическим перестройкам, в результате чего клетка получает способность развиваться специализированно, т. е. морфологически дифференцироваться в специализированную клетку ткани, определенной детерминацией.

Следующим этапом будет рост клеток. Этот процесс проходит удивительно согласованно. При этом не происходит смещения клеточных стенок относительно друг друга и цитоплазматические связи между соседними клетками сохраняются. В результате дифференцировки клетка приобретает окончательные размеры и форму, но утрачивает способность размножаться. Вероятно, митостатическое воздействие оказывает микроокружение, так как выделение неделящихся клеток приводит к превращению ее в делящуюся клетку каллуса.

Сами меристемы состоят из клеток двух типов. Клетки *первого типа* называются *инициальными* (*лат.* initialis – начальный). Они способны неограниченно долго размножаться (аналогичные клетки животных называются стволовыми). При этом после деления одна дочерняя клетка сохраняет свойства инициальной, а другая, продолжая делиться, детерминируется как клетка определенной ткани и приступает к начальным этапам дифференцировки. Именно они представляют собой клетки *второго типа*.

Инициальных клеток обычно бывает немного, иногда всего одна. Расположенные на апексах (верхушках осевых органов) они часто имеют форму многогранника (по граням здесь и происходят деления клетки).

Морфологически клетки меристем отличаются от других рядом признаков. Внешне они представляют собой похожие друг на друга относительно мелкие клетки с тонкими стенками, способными к растяжению. Ядро занимает центральное положение, вокруг ядра располагается сравнительно небольшое количество цитоплазмы. Характерно сильное развитие гранулярного эндоплазматического ретикулума, что свидетельствует об усиленном синтезе белков в клетке. Имеется много митохондрий, зато вакуоли мелкие, под световым микроскопом они не различимы (рис. 40).

Образовательные ткани в теле растения располагаются в разных местах, в связи с чем их делят на несколько групп (рис. 41).

Верхушечные, или *апикальные, меристемы* располагаются на верхушках (апексах) осевых органов – стебля или корня. С помощью этих меристем вегетативные органы растений осуществляют свой рост в длину. Если такие меристемы выделить из соответствующих органов культурных растений и вырастить на питательной среде, можно получить посадочный материал, не зараженный вирусами.

Латеральные меристемы также характерны для осевых органов, где располагаются концентрически, в виде муфты. Специализированные клетки здесь располагаются как внутри (ближе к сердцевине), так и снаружи

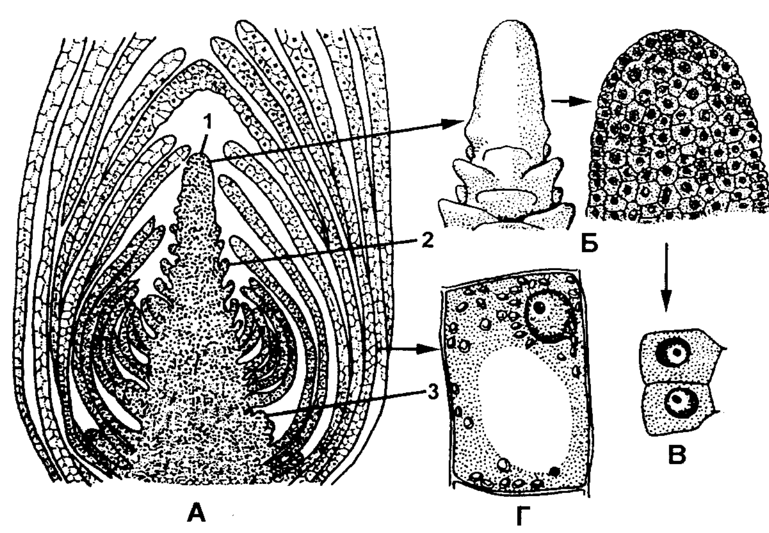


Рис. 40. *Верхушечная почка побега элодеи (Elodea canadensis): А – продольный разрез; Б – конус нарастания (внешний вид и разрез); В – клетки первичной меристемы; Г – клетка из сформировавшегося листа: 1 – конус нарастания; 2 – зачаток листа; 3 – бугорок пазушной почки (по В. Г. Хржановскому и соавт.)*

(ближе к поверхности тела). Первичные латеральные меристемы образуются из апикальных и дают начало всем тканям растения. В дальнейшем их развитие у разных форм растений происходит по-разному. У древесных они сохраняются в течение всей жизни в виде камбия, обеспечивая вторичное утолщение. У травянистых форм латеральные меристемы быстро исчезают, поэтому вторичное утолщение у них не происходит.

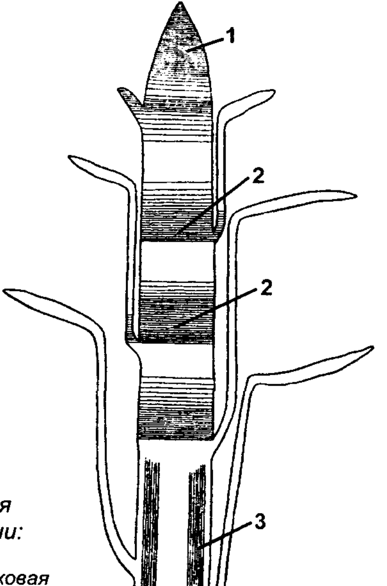


Рис. 41. *Схема расположения различных меристем в растении: 1 – верхушечная меристема; 2 – интеркалярная меристема; 3 – боковая (латеральная) меристема (по В. Х. Тутаюк)*

Интеркалярные (*лат.* intercalare – внедрять), или *вставочные, меристемы* происходят от верхушечных. Они представляют собой группы клеток, еще способных размножаться, но уже вставших на путь дифференциации. Инициальных клеток среди них нет, зато много специализированных.

Интеркалярные меристемы можно обнаружить в основании молодых листьев. Они характерны для злаков, где располагаются в нижних частях междоузлий, окруженных влагалищем листа. Эта особенность позволяет подниматься полегшим после сильного ветра злакам – изгиб побега образуется именно в указанных выше местах.

Раневые меристемы обеспечивают восстановление поврежденной части тела. Они образуются из расположенных рядом с поврежденными участками специализированных живых клеток. Регенерация начинается с дедифференциации – обратного развития от специализированных клеток к меристематическим. Вступившие в этот процесс клетки вновь обретают способность делиться. Оказавшись на поверхности, они превращаются в феллоген, который, в свою очередь, образует пробку, покрывающую поверхность раны.

В другом случае дедифференцированные клетки, делясь, образуют рыхлую паренхиматозную ткань – *каллус* (*лат.* callus – толстая кожа, мозоль). При определенных условиях из него могут формироваться органы растения. Иногда из клеток каллуса могут развиваться зародыши, которые впоследствии развиваются в самостоятельный организм (это легко наблюдать на отрезанном листе бегонии, где зародыши будут развиваться из эпидермальных клеток в области перерезанных жилок).

ПОКРОВНЫЕ ТКАНИ

Эти ткани исполняют роль пограничного барьера, отделяя лежащие ниже ткани от окружающей среды. Первичные покровы растения состоят только из живых клеток, но закономерно сменяющие их вторичные

и третичные включают в себя, в основном, мертвые клетки с толстыми оболочками.

Главные функции покровных тканей:

1) защита растения от высыхания;

2) защита от попадания вредных микроорганизмов;

3) защита от солнечных ожогов;

4) защита от механических повреждений;

5) регуляция обмена веществ между растением и окружающей средой;

6) восприятие раздражения.

Выделяют три типа покровных тканей: *первичную, вторичную* и *третичную.*

Первичная покровная ткань (эпидерма, эпидермис). Состоит из живых клеток и образуется из апикальных меристем. Эпидерма покрывает молодые растущие стебли и листья.

С точки зрения теории эволюции эпидерма возникла у растений в связи с выходом из водной среды обитания на сушу с целью предотвращения от высыхания. Поэтому, кроме устьиц, все клетки эпидермы плотно соединены между собой. Наружные стенки основных клеток толще остальных. Кроме того, вся поверхность покрыта слоем кутина и растительных восков. Этот слой называется *кутикулой* (*лат.* cuticula – кожица). Она отсутствует на растущих корнях и подводных частях растений. Проницаемость кутикулы зависит от соотношения и распределения кутина и восков, наличия и структуры пор, а также от увлажнения – при пересыхании проницаемость значительно ослабляется.

Кроме *основных клеток*, в эпидерме имеются и другие, в частности *волоски*, или *трихомы* (*греч.* trichoma – волосы). Волоски бывают одноклеточными и многоклеточными (рис. 42). Функционально они могут увеличивать поверхность эпидермы (к примеру, волоски в зоне всасывания корня), служить механической защитой, цепляться за опору, они также способны уменьшать потери воды. Многие растения имеют *железистые волоски* (крапива) (см. далее рис. 59).

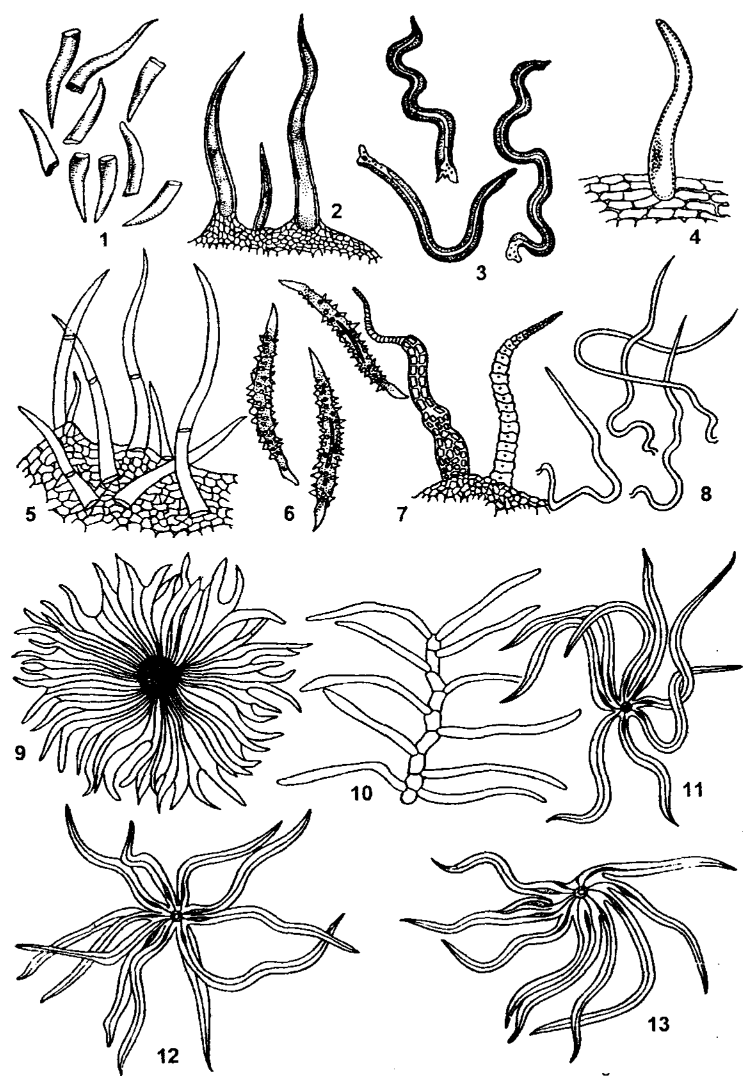


Рис. 42. *Волоски различных растений (одноклеточные и многоклеточные простые):*
1 – фиалки душистой (Viola odorata); 2 – бумажного дерева (Broussonetia papirifera); 3 – фейхоа (Feijoa sellowiana); 4 – конопли (Cannabis sativa); 5 – душистой герани (Pelargonium graveolens); 6 – крушины слабительной (Rhamnus cathartica); 7 – камелии (Camellia); 8 – айвы кавказской (Cydonia oblonga); 9 – лоха узколистного (Elaeagnus angustifolia); 10 – платана восточного (Platanus orientalis); 11, 12, 13 – пробкового дуба (Quercus suber) (по В.Х. Тутаюк, с изменениями)

Устьица имеются в эпидерме только высших растений. Именно они регулируют обмен воды и газов. Наличие толстой кутикулы определяет водоотталкивающие свойства эпидермы, а также ее устойчивость к вредным физическим и химическим воздействиям. Однако проницаемость кутикулы очень мала, в связи с чем развились специализированные комплексы клеток, обеспечивающие транспорт. Если кутикулы нет, отсутствует потребность в устьицах. Поэтому прослеживается закономерность – чем толще кутикула, тем больше в эпидерме устьиц (большинство засухоустойчивых растений), чем тоньше – тем меньше. А погруженные в воду части растения и корни вообще не имеют кутикулы и соответственно устьиц.

Устьица представляют собой группу клеток, в совокупности образующие *устьичный аппарат*. Сюда относят две *замыкающие клетки* и примыкающие к ним клетки эпидермы – *побочные клетки*. Они морфологически отличаются от основных эпидермальных клеток и в некоторых типах устьичных аппаратов происходят из общих с замыкающими клетками материнских клеток (рис. 43). Замыкающие клетки отличаются от окружающих их клеток формой и наличием большого количества хлоропластов. К числу их особенностей относят и неравномерно утолщенные стенки. Те из них, что обращены друг к другу, толще остальных (рис. 44).

Механизм функционирования устьиц легко понять, проделав следующий эксперимент. Если взять резиновый шарик и приклеить ему на стенку полоску липкой ленты, а затем надуть или наполнить водой, станет заметен изгиб, соответствующий приклеенной ленте. Если рядом поставить другой такой же шарик, то между ними образуется щель. После удаления воздуха из обоих шариков щель исчезнет. Сходные процессы происходят и в замыкающих клетках устьиц. При увеличении концентрации осмотически активных веществ замыкающие клетки наполняются водой (это обычно случается в вечернее, ночное или утреннее время), это приводит к образованию изгиба стенки, имеющей большую толщину, т.е. обращенной к соседней замыкающей клетке.

А поскольку в ней происходит то же самое, между замыкающими клетками образуется щель, ведущая в пространство, которое называется *подустьичной полостью.* Она, в свою очередь, связана с другими межклетниками.

Когда все устьица открыты, транспирация и газообмен идет с такой скоростью, как если бы эпидерма отсутствовала вовсе. При понижении содержания воды в замыкающих клетках устьичная щель постепенно уменьшается, а затем закрывается полностью. Газообмен при этом резко уменьшается и осуществляется только через кутикулу с крайне низкой скоростью.

Изменение концентрации ионов в цитоплазме замыкающих клеток идет против градиента концентрации, следовательно, активно, с затратами энергии. Этим

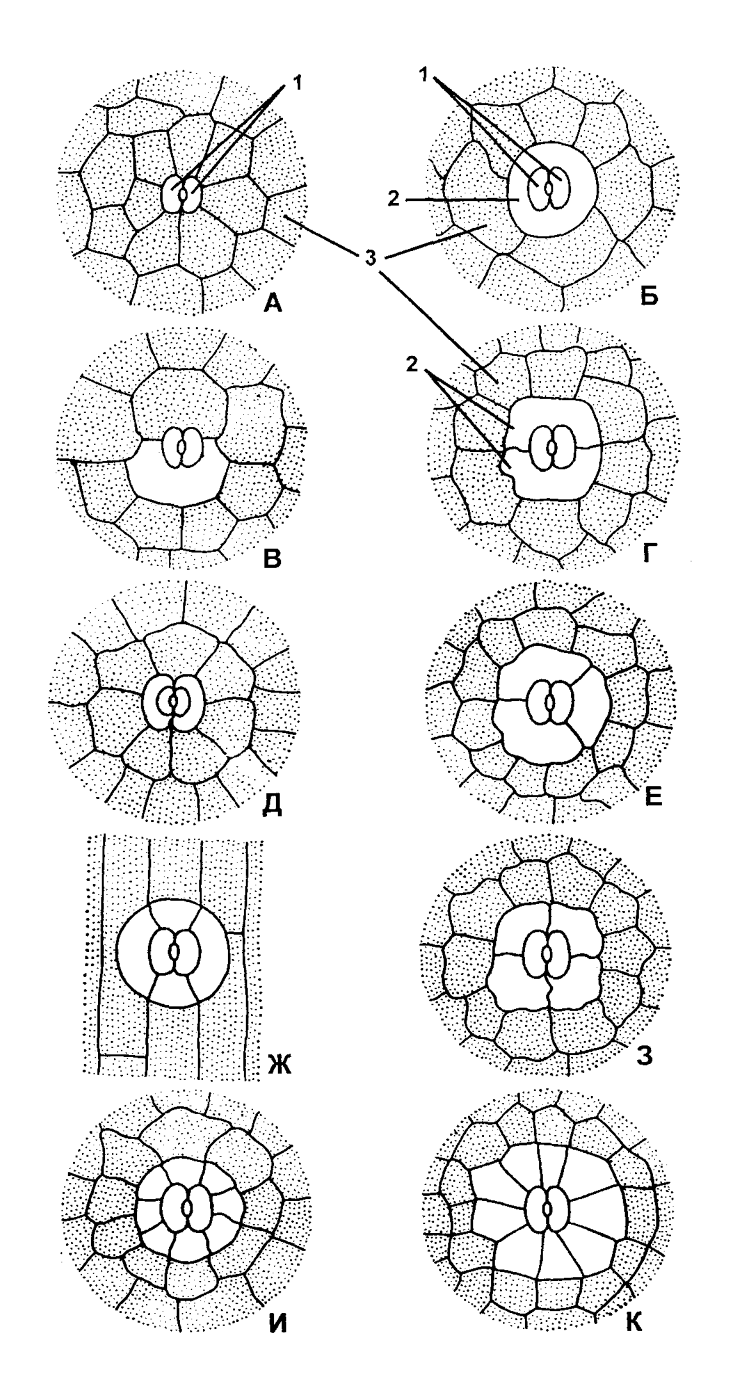


Рис. 43. *Типы устьичных аппаратов:*
А. Аномоцитный (от греч. anomos – беспорядочный): замыкающие клетки устьиц окружены клетками, не отличающимися от остальных клеток эпидермы. Во всех группах высших растений за исключением хвощей.
Б. Перицитный (от греч. peri – около, вокруг): замыкающие клетки полностью окружены одной побочной клеткой. Только у папоротников.
В. Полоцитный (от греч. polos – полюс): замыкающие клетки окружены одной побочной клеткой не полностью: к одному из устьичных полюсов примыкают одна или две эпидермальные клетки. Главным образом у папоротников. Г. Диацитный (от греч. dia – врозь, через): замыкающие клетки окружены парой побочных клеток, общая стенка которых находится под прямым углом к замыкающим клеткам. У папоротников и цветковых.
Д. Парацитный (от греч. para – рядом): каждая из замыкающих клеток устьиц сопровождается одной или более побочными клетками, расположенными параллельно замыкающим клеткам. У папоротников, хвощей, цветковых и гнетопсид.
Е. Анизоцитный (от греч. anisos – неравный): замыкающие клетки устьиц окружены тремя побочными клетками, из которых одна заметно крупнее или меньше двух других. Только у цветковых.
Ж. Тетрацитный (от греч. tetra – четыре): замыкающие клетки окружены четырьмя побочными клетками, из которых две латеральные и две полярные. У цветковых, главным образом у однодольных.
З. Ставроцитный (от греч. stauros – крест): замыкающие клетки устьиц окружены четырьмя (иногда тремя или пятью) одинаковыми, более или менее радиально вытянутыми побочными клетками, антиклинальные стенки которых расположены накрест по отношению к замыкающим клеткам. У папоротников, изредка у цветковых.
И. Энциклоцитный (от греч. kyklos – колесо, круг): четыре (иногда три) или более побочных клеток образуют узкое кольцо вокруг замыкающих клеток. У папоротников, голосеменных и цветковых.
К. Актиноцитный (от греч. aktis – луч): пять или более радиально вытянутых побочных клеток располагаются вокруг замыкающих клеток. Только у цветковых.
1 – замыкающие клетки устьица; 2 – побочные клетки;
3 – основные клетки эпидермы (по А. А. Яценко-Хмелевскому, с изменениями)

объясняется высокая фотосинтетическая активность замыкающих клеток. В них содержится большое количество запасного крахмала и многочисленные митохондрии.

Число и распределение устьиц, а также типы устьичных аппаратов широко варьируют у различных растений. Как уже говорилось, они имеются только у высших растений, причем не у всех. Устьица отсутствуют у современных мохообразных, поскольку у них фотосинтез осуществляет гаметофитное поколение,

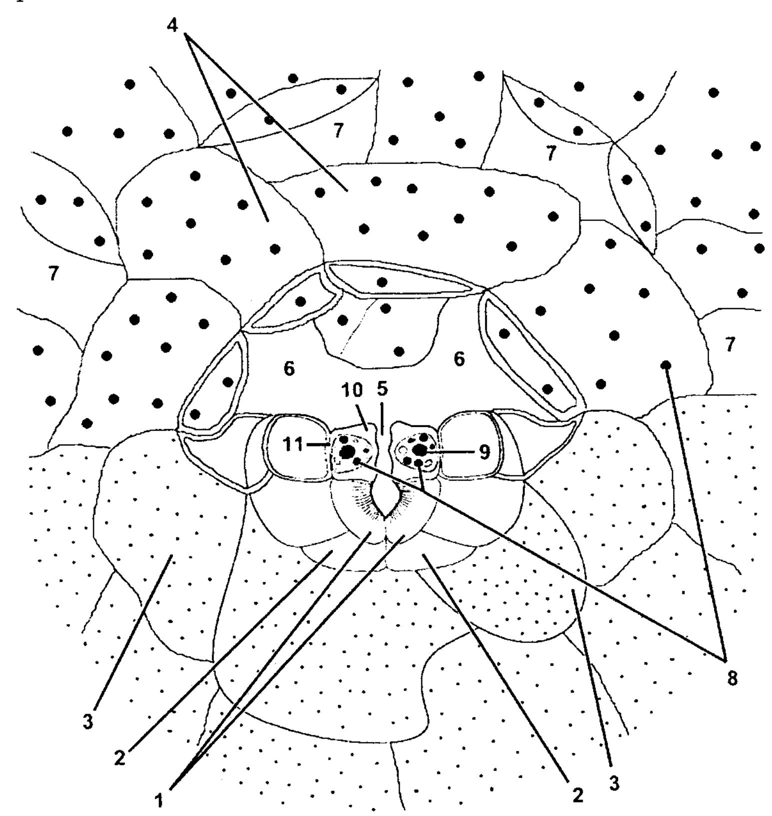


Рис. 44. *Строение устьичного аппарата:*
1 – замыкающие клетки устьица; 2 – побочные клетки; 3 – основные клетки эпидермы; 4 – клетки губчатого мезофилла; 5 – устьичная щель; 6 – подустьичная полость; 7 – межклетники мезофилла, заполненные воздухом; 8 – хлоропласты; 9 – ядро; 10 – обращенные друг к другу толстые стенки замыкающих клеток; 11 – тонкие стенки замыкающих клеток (рисунок П. И. Куренкова под руководством В. А. Крыжановского)

а спорофит не способен к самостоятельному существованию. Однако предполагают, что у предковых форм мхов устьица были. У низших форм устьичные аппараты примитивны, но в процессе эволюции увеличивалась неравномерность утолщения клеточной стенки замыкающих клеток и развивались побочные клетки.

Обычно устьица располагаются на нижней поверхности листа. У плавающих на поверхности воды, напротив – на верхней. У листьев злаков часто устьица расположены с обеих сторон равномерно, поскольку такие листья освещаются сравнительно равномерно. Численность устьиц варьирует от 100 до 700 на 1 мм^2 поверхности.

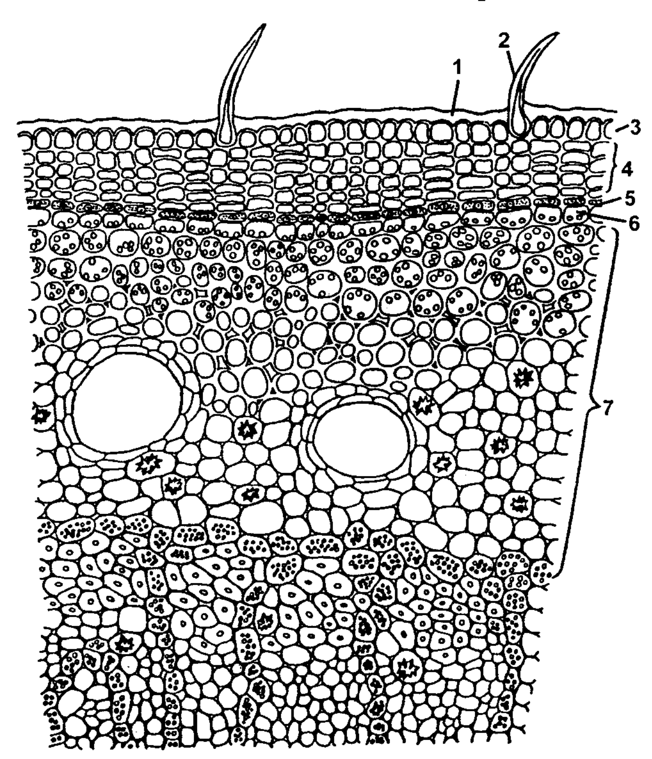


Рис. 45. *Развитие перидермы у зизифуса обыкновенного (Zizyphus jujuba):*
1 – кутикула; 2 – эпидермальный волосок; 3 – эпидермис; 4 – феллема; 5 – феллоген; 6 – феллодерма; 7 – первичная кора (по В. Г. Александрову)

Вторичная покровная ткань (перидерма). Эта ткань приходит на смену эпидерме, когда зеленый цвет однолетних побегов сменяется на коричневый. Она характеризуется многослойностью и состоит из центрального слоя камбиальных клеток – *феллогена* (*греч.* fellos – пробка и genos – род, происхождение), который наружу откладывает клетки *феллемы*, а внутрь – *феллодерму* (*греч.* fellos – пробка и derma – кожа) (рис. 45).

Феллема, или *пробка*, сначала состоит из живых тонкостенных клеток, но со временем их стенки пропитываются суберином и растительными восками и отмирают. Содержимое при этом наполняется воздухом.

Феллема обладает многочисленными функциями. Прежде всего она предотвращает потерю влаги. Кроме того, пробка защищает растение от механических повреждений, болезнетворных микроорганизмов и, поскольку ее клетки наполнены воздухом, обеспечивает некоторую термоизоляцию.

Генерирующей основой перидермы является феллоген. Он закладывается в самой эпидерме или подлежащем субэпидермальном слое, реже – в глубоких слоях первичной коры. После этого феллоген откладывает наружу клетки пробки и внутрь – феллодерму, которая обеспечивает питание феллогена. Как только слой пробки оказывается достаточно мощным, побеги из зеленых становятся коричневыми или бурыми (с однолетними побегами это обычно происходит в конце лета или осенью).

Слой пробки не постоянен. Периодически в нем случаются разрывы, которые сообщаются с расположенными рядом межклетниками. При этом на поверхности образуются небольшие бугорки, называемые *чечевичками*, которые сообщают пространства межклетников с атмосферным воздухом (рис. 46, 47).

Осенью, с наступлением холодов, феллоген откладывает под чечевичками слой опробковевших клеток, сильно уменьшающий транспирацию, но, всетаки не исключающий ее полностью. Весной этот слой разрушается изнутри. Чечевички хорошо заметны, к примеру, на светлой коре березы в виде темных черточек.

Третичная покровная ткань (корка). Так же, как и вторичные, третичные покровные ткани характерны только для древесных форм растений.

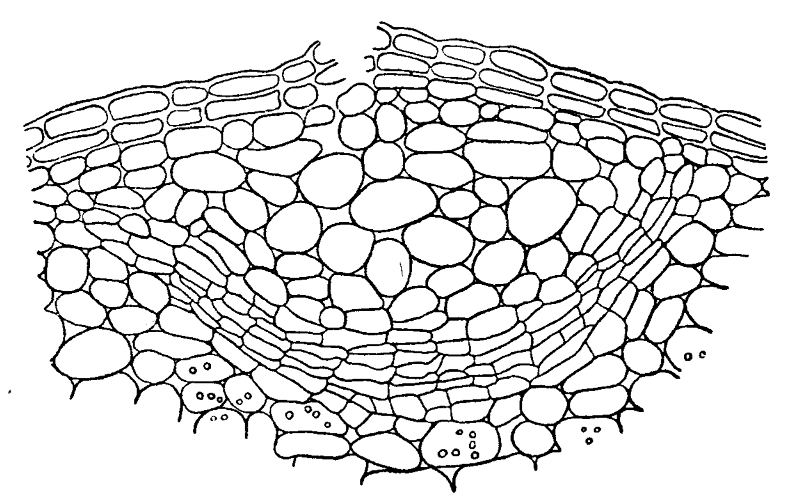


Рис. 46. *Развитие чечевички (по В. Г. Александрову)*

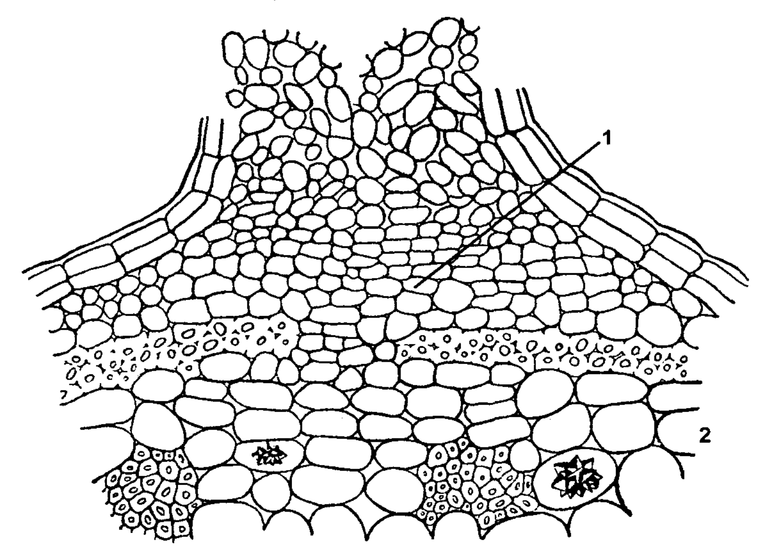


Рис. 47. *Строение чечевички:*
1 – выполняющая ткань; 2 – феллодерма (по В. Г. Александрову)

Феллоген многократно закладывается в более глубоких слоях коры, и ткани, которые оказываются снаружи от него, со временем отмирают, образуя более или менее толстый слой – корку. Поскольку эти клетки мертвы, они не способны к растяжению. Но расположенные глубже живые делящиеся клетки приводят к увеличению поперечного размера древесного ствола и со временем разрывают наружный слой корки. Время наступления такого разрыва является довольно постоянной величиной для конкретных видов растений. У яблони это происходит на седьмом году жизни, у граба – на пятидесятом, а у некоторых видов не происходит вовсе.

Основной функцией корки является защита от механических и термических повреждений.

ПАРЕНХИМА

Паренхима представляет собой целую группу более или менее специализированных тканей, которые

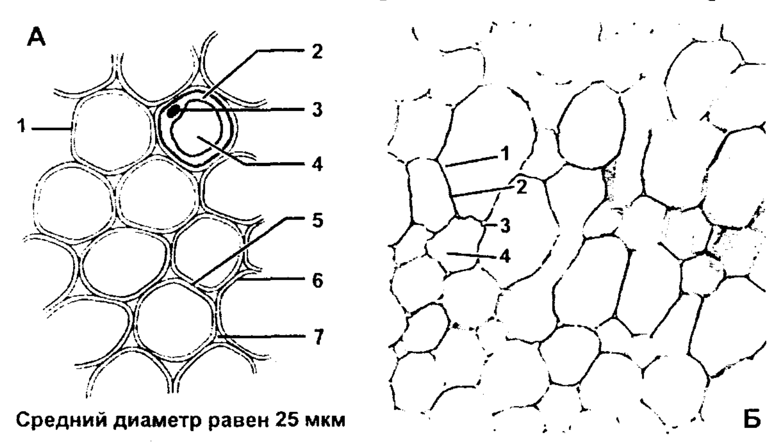


Рис. 48. *Строение паренхимных клеток:*
А: Поперечный разрез. Клетки обычно изодиаметрические (округлые), но могут быть и вытянутыми: 1 – округлая клетка; 2 – тонкий периферический слой цитоплазмы; 3 – ядро; 4 – крупная центральная вакуоль; 5 – срединная пластинка; 6 – тонкая первичная целлюлозная клеточная стенка; 7 – заполненный воздухом межклетник. Б: Поперечный разрез сердцевины стебля Helianthus: 1 – тонкий периферический слой цитоплазмы (плохо виден); 2 – первичные клеточные стенки двух соседних клеток; 3 – заполненный воздухом межклетник; 4 – крупная центральная вакуоль, заполненная клеточным соком (по Н. Грину и соавт.)

заполняют пространства внутри тела растения между проводящими и механическими тканями. Обычно клетки паренхимы имеют округлую, реже вытянутую форму (рис. 48). Характерно наличие развитых межклетников. Пространства между клетками совместно образуют важную транспортную систему – апопласт. Кроме того, межклетники образуют своеобразную «систему вентиляции» растения. Через устьица, или чечевички,

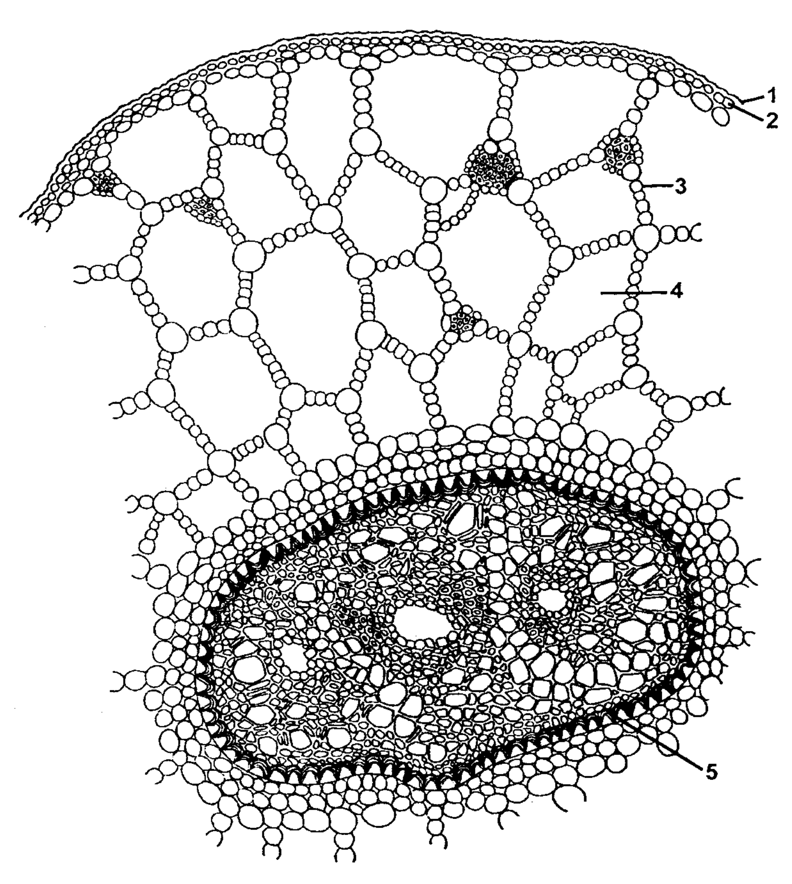


Рис. 49. *Воздухоносная паренхима в стебле рдеста блестящего (Potamogeton lucens):*
1 – кутикула; 2 – эпидерма; 3 – клетки воздухоносной паренхимы; 4 – воздухоносные полости; 5 – эндодерма (по В.Х. Тутаюк, с изменениями и дополнениями)

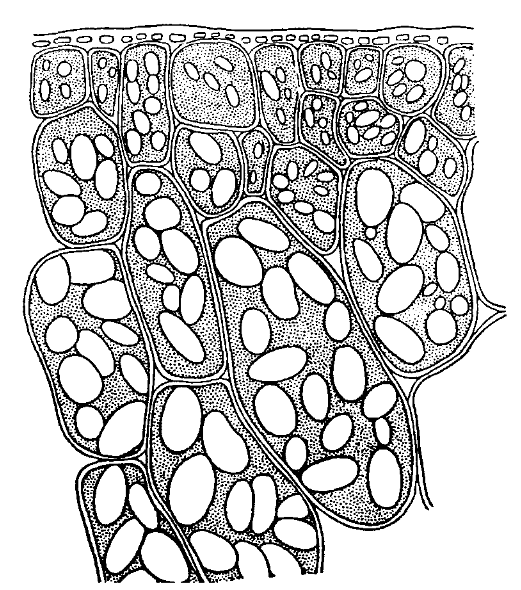


Рис. 50. *Запасающая ткань семядоли гороха. Крахмал и алейрон (по В. Г. Александрову)*

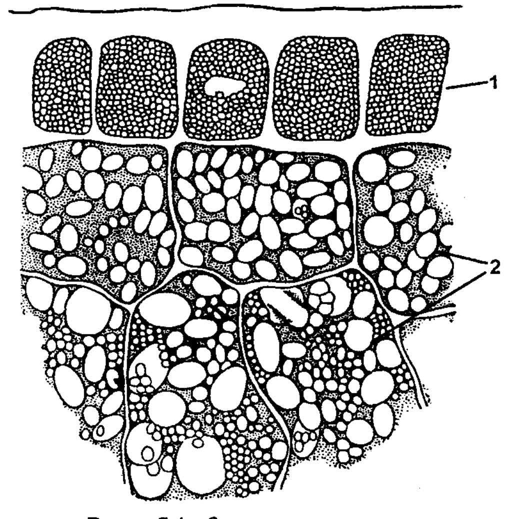


Рис. 51. *Запасающая ткань в эндосперме пшеницы: 1 – алейроновый слой; 2 – ткань, содержащая крахмал (по В. Г. Александрову)*

они связаны с атмосферным воздухом и обеспечивают оптимальный газовый состав внутри растения. Особенно актуальными развитые межклетники становятся у растений, которые произрастают на заболоченной почве, где нормальный газообмен затруднен. Такую паренхиму часто называют *аэренхимой* (рис. 49).

Поскольку элементы паренхимы заполняют промежутки между другими тканями, они выполняют также функцию опоры. Учитывая, что все клетки паренхимы являются живыми, у них нет таких толстых оболочек, как, например, у склеренхимы. Поэтому механические свойства обеспечиваются тургором. В засушливое время содержание воды падает, что приводит к плазмолизу и завяданию растения.

Ассимиляционная паренхима образована тонкостенными клетками с обильными межклетниками (см. рис. 144). Большую часть цитоплазмы занимают многочисленные хлоропласты, поэтому этот тип паренхимы называют также *хлоренхимой*. Хлоропласты в ней располагаются не беспорядочно, а выстраиваются вдоль стенки (которая для увеличения поверхности может образовывать инвагинации), не затеняя друг друга. Именно в ассимиляционной паренхиме происходят реакции фотосинтеза, которые обеспечивают растение органическими веществами и энергией, а также делают возможным существование всех живых организмов на планете Земля.

Ассимиляционные ткани представлены только в освещенных частях растения, причем от окружающей среды они отделены прозрачной эпидермой. Как только на смену эпидерме приходят непрозрачные вторичные покровные ткани, ассимиляционная паренхима исчезает.

Запасающая паренхима служит вместилищем органических веществ, которые временно не используются растительным организмом. В принципе любая клетка с живым протопластом способна откладывать органические вещества в виде различного рода включений, однако некоторые клетки на этом специализируются (рис. 50, 51). Богатые энергией соединения откладываются только в вегетационный период, а расходуются в период покоя и при подготовке к очередной вегетации. Поэтому становится понятным, что запасные вещества в вегетативных

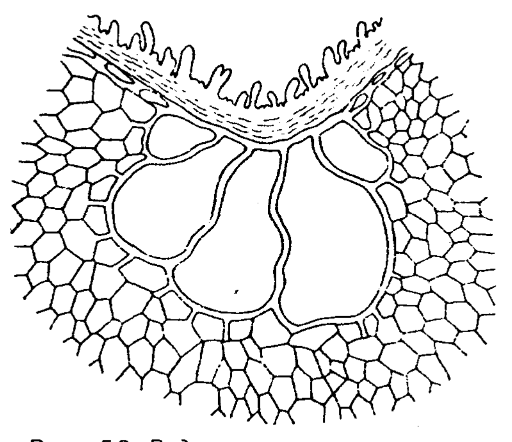


Рис. 52. *Водоносные клетки в листе риса (Oryza sativa) (по В. Х. Тутаюк)*

органах откладываются только у многолетних растений, для однолетних это не актуально.

Вместилищем запасов могут быть как обычные органы (побег, корень), так и специализированные – корневища, клубни, луковицы и др. Кроме того, все без исключения семенные растения запасают энергетически ценные вещества в семенах (в семядолях или эндосперме). Многие растения, произрастающие в засушливых условиях, запасают не только органические вещества, но и воду (рис. 52). К примеру, алоэ запасает воду в своих мясистых листьях, кактусы – в побегах.

МЕХАНИЧЕСКИЕ ТКАНИ

В той или иной мере все растительные клетки обладают механическими свойствами. Это обеспечивается, во-первых, жесткой оболочкой клетки, во-вторых, тургесцентностью. Раньше мы отмечали механические свойства клеток паренхимы, которые, будучи в состоянии тургора, поддерживают клетки, расположенные рядом. Позже будут обсуждаться механические качества ксилемы и флоэмы. Во всех этих случаях перечисленные ткани, кроме механических, выполняют еще и другие (часто разнообразные) функции. Но в растении есть ткани, для которых механические свойства являются основными. Это *колленхима* и *склеренхима*. Обычно они функционируют, взаимодействуя с другими тканями, образуя внутри тела растения своеобразный каркас. В связи с этим их часто называют *арматурными*.

Не у всех растений механические ткани выражены одинаково хорошо. Растения, живущие в водной среде, нуждаются во внутренней опоре значительно в меньшей степени, чем наземные, потому что их тело в значительной мере поддерживается окружающей водой. На суше воздух не создает аналогичной поддержки, так как по сравнению с водой имеет значительно меньшую плотность. По этой причине наличие специализированных механических тканей становится весьма актуальным.

С позиции теории эволюции на протяжении всей эволюции наземных растений постоянно происходило

совершенствование внутренних опорных структур. В результате мы можем наблюдать, как соломинка держит тяжелый колос, который по массе иногда превосходит ее более чем в сто раз (при этом еще и противодействуя ветру). Ничего похожего человек еще не в состоянии создать. Однако внимательное исследование закономерностей распределения механических тканей в теле растения подсказало немало интересных инженерных идей. Так, в стебле колленхима и склеренхима располагается по периферии вблизи поверхности, наподобие защитного цилиндра или трубы. Принцип распределения механических тканей вокруг проводящих пучков послужил моделью для создания легкой и прочной двутавровой балки (они широко используются в качестве перекрытий).

Колленхима (*греч.* colla – клей + en – в + chymos – сок) образована только живыми клетками, вытянутыми вдоль оси органа. Этот вид механических тканей формируется очень рано, в период первичного роста. Поэтому принципиально важно, чтобы клетки оставались живыми, сохраняя способность растягиваться в соответствии с растяжением клеток, находящихся рядом.

Клетки колленхимы имеют ряд особенностей. Прежде всего это неравномерные утолщения оболочки, в результате чего одни ее участки остаются тонкими, а другие утолщаются (при этом невозможно обнаружить границу между первичной и вторичной оболочками). Оболочки не подвергаются лигнификации, т.е. не одревесневают.

Клетки колленхимы располагаются по-разному относительно друг друга. У находящихся рядом клеток на обращенных друг к другу уголках образуются утолщения (рис. 53). Такая колленхима называется *уголковой*. В другом случае клетки располагаются параллельными слоями. Оболочки клеток, обращенные к этим слоям, сильно утолщены. Это *пластинчатая колленхима*. И наконец, клетки могут располагаться рыхло, с обильными межклетниками – *рыхлая колленхима*. Последний тип часто встречается у растений, живущих на переувлажненных почвах.

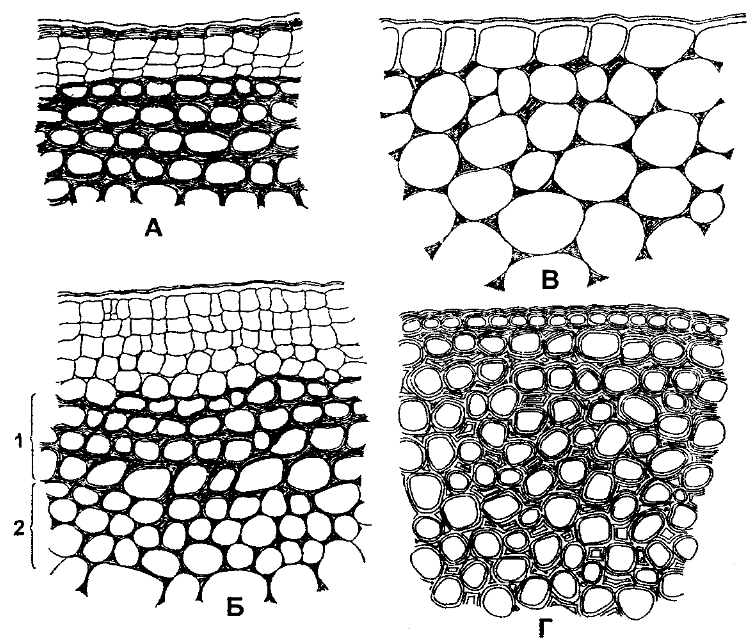


Рис. 53. *Типы колленхимы:*
А – пластинчатая колленхима в однолетнем побеге дуба черешчатого (Quercus longipes) под формирующейся пробковой тканью; Б – пластинчатая (1) и уголковая (2) колленхимы в стебле баклажана (Solanum melongena); В – уголковая колленхима в черешке листа бегонии (Begonia rex); Г — рыхлая колленхима в черешке листа лопуха большого (Arctium platylhepis) (по В.Х. Тутаюк)

Колленхима имеет особое значение у молодых растений, травянистых форм, а также в тех частях растений, где не происходит вторичный рост (например, в листьях). Там она закладывается очень близко к поверхности, иногда сразу под эпидермой. Если орган имеет грани, то по их гребням можно обнаружить мощные слои колленхимы.

Следует особо подчеркнуть, что клетки колленхимы функциональны только при наличии тургора. При дефиците воды колленхима не эффективна, в результате растение временно завядает (например, обвисающие листья огурцов в жаркий день). После наполнения клеток водой функции колленхимы восстанавливаются.

Склеренхима (*греч.* skleros – сухой, твердый) представляет собой второй тип механических тканей.

В отличие от колленхимы, где все клетки живые, клеточные элементы склеренхимы мертвы. Они имеют очень толстые стенки, которые и выполняют механическую функцию. Чрезмерное утолщение оболочки приводит к нарушению транспорта веществ, в результате протопласт гибнет (рис. 54). Оболочки клеток склеренхимы одревесневают, когда орган растения уже завершил свой рост, поэтому они не препятствуют растяжению окружающих тканей.

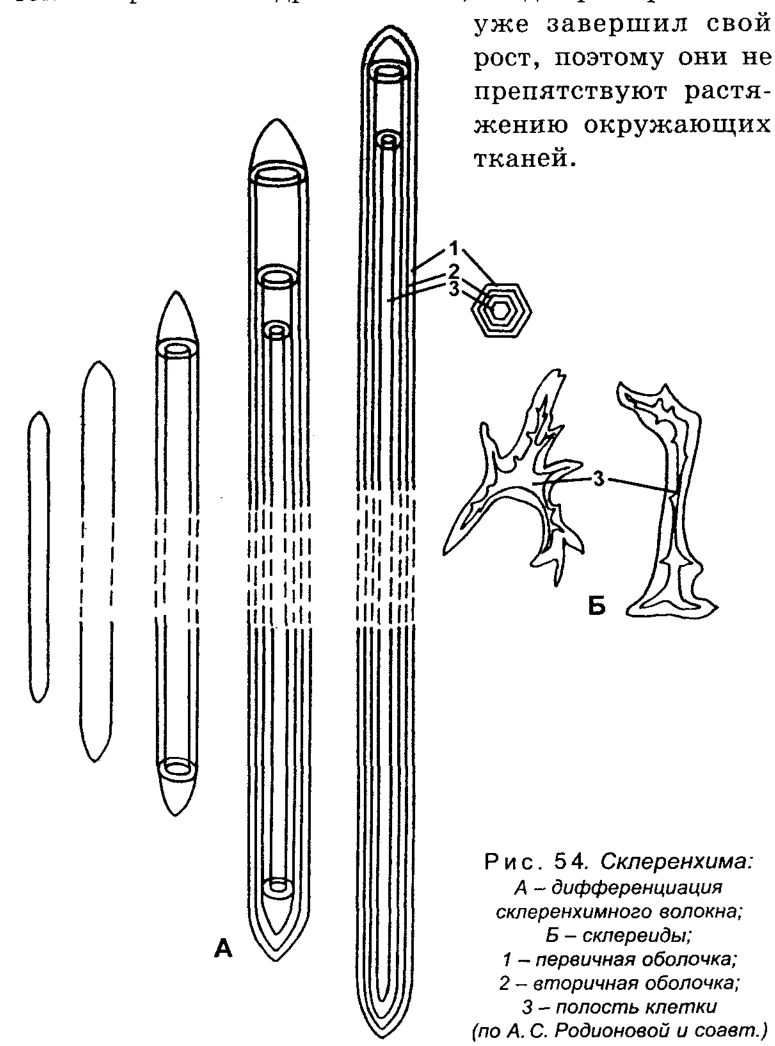


Рис. 54. *Склеренхима:*
А – дифференциация склеренхимного волокна;
Б – склереиды;
1 – первичная оболочка;
2 – вторичная оболочка;
3 – полость клетки
(по А. С. Родионовой и соавт.)

В зависимости от формы различают два типа клеток склеренхимы – волокна и склереиды.

Волокна имеют сильно вытянутую форму с очень толстыми стенками и небольшой полостью. Они несколько меньше древесных волокон и часто образуют под эпидермой продольные тяжи или слои. Во флоэме или ксилеме их можно обнаружить поодиночке или группами. При этом во флоэме их называют *лубяными волокнами* (рис. 55), а в ксилеме – *волокнами либриформа* (рис. 56).

Склереиды, или *каменистые клетки*, представлены округлыми или ветвистыми клетками с мощными оболочками. В теле растения они могут находится поодиночке (опорные клетки) (рис. 57) или группами (рис. 58). Причем механические свойства сильно зависят от расположения склереид. Часто склереиды образуют сплошные слои, как, например, в скорлупе орехов или в косточках плодов (косточковых).

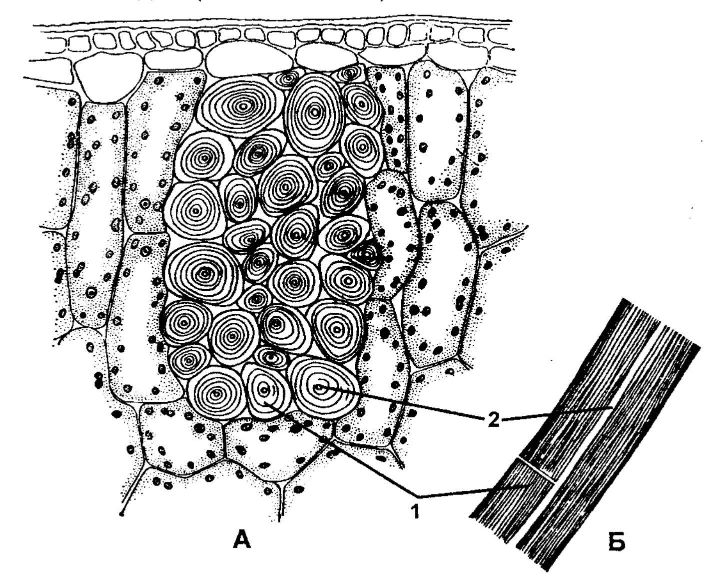


Рис. 55. *Лубяные волокна в листьях пальмы веерной (Trachycarpus excelsa):*
А – поперечный срез: 1 – оболочка волокна; 2 – полость волокна; Б – продольный срез (по В.Х. Тутаюк)

Рис. 56. *Изменения структуры ксилемных волокон с точки зрения теории эволюции. Изменения состоят в сокращении длины волокон, в уменьшении размеров окаймления и отверстий пор (по А. А. Яценко-Хмелевскому)*

Рис. 57. *Опорная клетка – идиобласт – в листе камелии японской (Camellia japonica):*
1 – утолщенная и одревесневшая стенка опорной клетки;
2 – полость опорной клетки (по В.Х. Тутаюк)

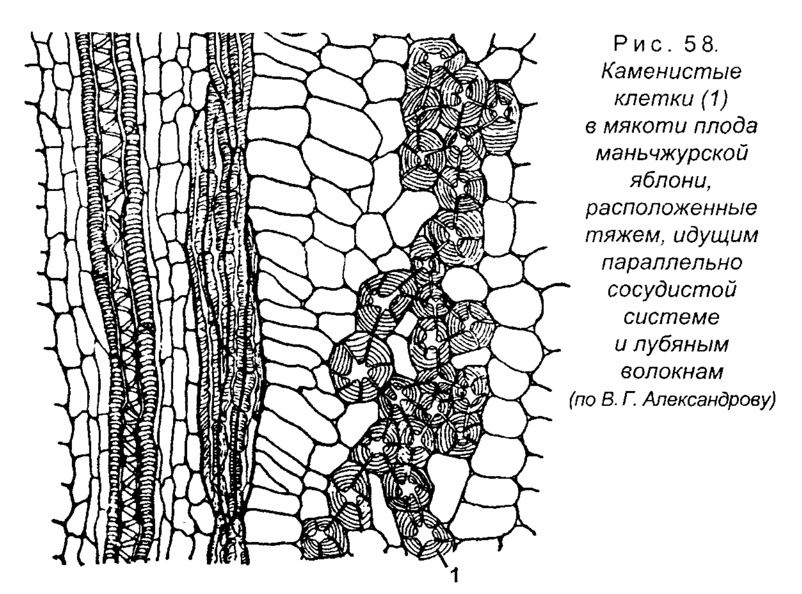


Рис. 58. *Каменистые клетки (1) в мякоти плода маньчжурской яблони, расположенные тяжем, идущим параллельно сосудистой системе и лубяным волокнам (по В. Г. Александрову)*

ВЫДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

Функцией выведения веществ изначально обладает любая живая клетка, при этом транспорт может идти как по градиенту концентрации, так и против. Удаляться могут вещества, которые были синтезированы в клетке и впоследствии будут оказывать воздействие на деятельность других клеток (фитогормоны, ферменты). Такой процесс называется секрецией. В другом случае выводятся вещества, которые являются отходами жизнедеятельности клетки. Такой процесс называется экскрецией.

Несмотря на то что выведение веществ у клеток растений и животных осуществляется сходно, у растений имеется ряд особенностей, которые происходят из фундаментальных различий в жизнедеятельности. Уровень обменных реакций у растений значительно ниже, чем у животных. В результате выделяется пропорционально меньшие количества отходов. Кроме того, самостоятельно синтезируя практически все необходимые органические соединения, растение никогда не образует чрезмерные запасы. Часто выделяемые вещества служат исходным материалом для других реакций (к примеру, углекислый газ и вода).

Если у животных процесс выделения шлаков ассоциируется с выведением их из организма, растения могут этого и не делать, изолируя ненужные вещества в живом протопласте (напомним об активном и пассивном выведении в вакуоль разнообразных веществ), в мертвых клетках (большинство тканей многолетнего растения состоит именно из таких клеток) или в межклеточных пространствах.

Выделяемые вещества можно разделить на две большие группы. К первой относятся органические вещества, синтез которых непосредственно осуществляется клеткой. Это ферменты, полисахариды, лигнины, терпены (они являются составными эфирных масел и смол). Вторую группу образуют вещества, которые первоначально поступили в клетку извне с помощью ксилемного или флоэмного транспорта. Это вода, минеральные соли, аминокислоты, моносахара и др. Выделяемый секрет редко бывает однородным и обычно состоит из смеси, в которой одно вещество имеет наибольшую концентрацию.

У растений в отличие от животных отсутствует целостная выделительная система. Справедливо говорить лишь о специализированных структурах, которые могут быть разбросаны по всему телу растения в виде *идиобластов* (*греч.* idios – своеобразный и blastos – росток). Образующие их клетки отличаются от лежащей рядом паренхимы. Они обычно меньше, имеют электронноплотную цитоплазму, с развитыми элементами эндоплазматической сети и комплекса Гольджи. Центральная вакуоль часто бывает не выражена. Эти клетки связаны многочисленными плазмодесмами между собой и другими живыми клетками. В зависимости от характера выделяемых веществ возможны частные отличительные особенности.

В зависимости от расположения выделительные ткани могут быть *наружными* и *внутренними*.

Наружные выделительные ткани. *Железистые волоски* являются производными эпидермы. Морфологически они очень вариабельны – могут иметь многоклеточную головку, быть вытянутыми, в виде щитка

на ножке и т. д. (рис. 59). К ним относятся и жгучие волоски крапивы.

Гидатоды представляют собой структуры, осуществляющие *гуттацию* – выделение избыточной воды в условиях пониженной транспирации и высокой влажности. Эти структуры образованы группами бесцветных живых клеток с тонкими стенками – *эпитемой*. Эта ткань прилегает к проводящему пучку (рис. 60). Вода выделяется через особые водяные устьица (от обычных их отличает неподвижность и постоянно открытая щель). Состав гуттационной жидкости широко варьирует от почти чистой воды до чрезвычайно сложной смеси веществ.

Нектарники. Для многих растений характерно выделение жидкости, содержащей большое количество (от 7 до 87%) моно- и олигосахаридов. Этот процесс осуществляется особыми структурами – нектарниками. В зависимости от локализации различают *цветковые*, или *флоральные*, нектарники (рис. 61) и расположенные на других частях растения (стеблях, листьях) *внецветковые*, или *экстрафлоральные*.

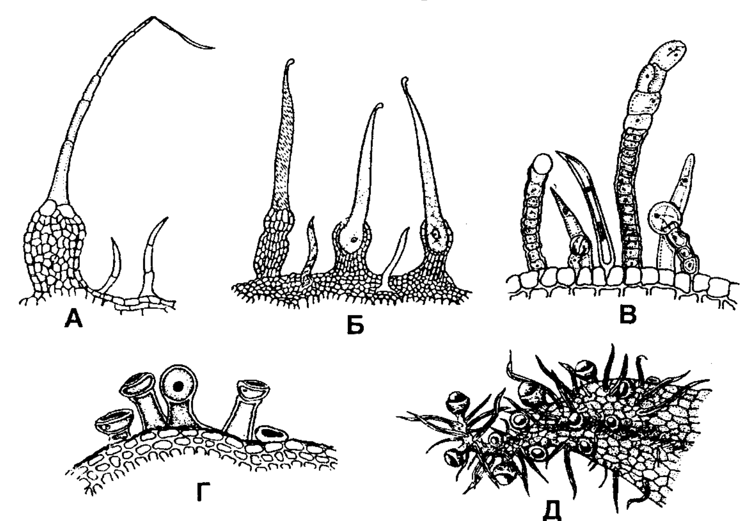


Рис. 59. *Железистые волоски:*
А – томата овощного (Lycopersicum esculentum); Б – крапивы двудомной (Urtica dioica); В – розмарина лекарственного (Rosmarinus officinalis); Г – хурмы японской (Diospyros kaki); Д – цезальпина Джиллиса (Caesalpinia Gilliesii) (по В. Х. Тутаюк)

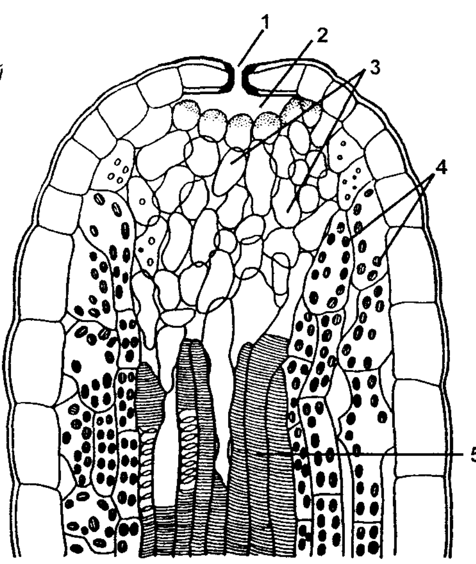


Рис. 60. *Гидатода зубчика листа примулы лекарственной (Primula officinalis): 1 – водяное устьице; 2 – субэпидермальная полость; 3 – клетки эпитемы; 4 – клетки хлоринхимы; 5 – ксилема проводящего пучка (по В. Х. Тутаюк, с изменениями и дополнениями)*

В самом простом случае нектар представляет собой неизмененный флоэмный сок, который по межклетникам доставляется к поверхности и выводится через устьица. Более сложные образованы железистой паренхимой, покрытой эпидермой с железистыми волосками. Нектар выводится или клетками эпидермы, или железистыми волосками. В этом случае выделяемый нектар отличается от флоэмного сока. В нем преобладают глюкоза, фруктоза и сахароза, а во флоэмном соке – сахароза. В небольшой концентрации содержатся ионы. В отдельных случаях, для привлечения опылителей, в нектаре могут находится стероидные гормоны, которые необходимы для насекомых.

Пищеварительные железки присутствуют у насекомоядных растений (росянка, непентис и др.). В ответ на прикосновение мелких беспозвоночных животных они выделяют секрет, содержащий гидролитические ферменты, муравьиную, масляную и пропионовую кислоты. В итоге биополимеры расщепляются до мономеров, которые используются растением для своих нужд.

Солевые железы развиваются у растений, произрастающих на засоленных почвах. Эти железы располагаются на листьях и в растворенном виде выводят избыток ионов на поверхность, где соль сначала откладывается

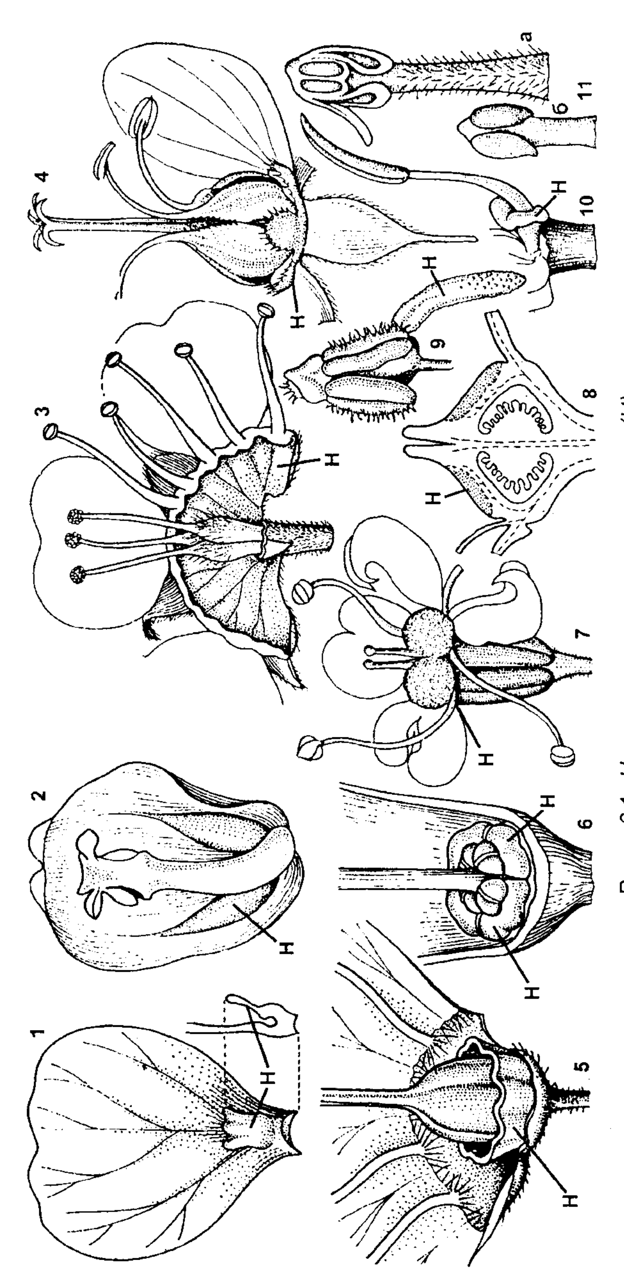


Рис. 61. *Некоторые типы нектарников (Н):*
1 – лютик едкий (Ranunculus acer); 2 – барбарис Тунберга (Berberis hunbergii); 3 – пузыреплодник амурский (Physocarpus amurensis), слева тычинки не изображены; 4 – герань луговая (Geranium pratense); 5 – синюха голубая (Polemonium coeruleum); 6 – медуница мягчайшая (Pulmonaria mollissima), околоцветник и тычинки не изображены; 7 – сныть обыкновенная (Aegopodium podagraria); 8 – камнеломка теневая (Saxifraga umbrosa); 9 – фиалка гибридная (Viola hybrida); 10 – ночная фиалка (Hesperis sp); 11 – авокадо американское (Persea americana): а – фертильная тычинка, б – стерильная тычинка (нектарник)
(по Е. Н. Немирович-Данченко)

на кутикуле, а потом смывается дождем (рис. 62). Кроме того, многие растения имеют на листьях *солевые волоски*. Каждый такой волосок состоит из двух клеток: одна образует головку, а другая – ножку. Соли постепенно накапливаются в вакуоли клетки-головки, и когда их концентрация становится слишком высокой, головка отпадает, а на ее месте вырастает новая клетка, которая также накапливает соли. В течение роста листа головка может отпадать и образовываться вновь несколько раз. Преимуществом солевых волосков является то, что, выделяя соли, они теряют очень мало воды, что очень важно для растений, произрастающих на засоленных почвах, где пресной воды не хватает.

Внутренние выделительные ткани. Разбросанные по всему телу растения в виде идиобластов, внутренние выделительные структуры, как правило, не выводят вещества за пределы организма, а накапливают их в себе. Если выделяемое вещество токсично, вокруг него образуются отложения суберина, который изолирует его от окружающих живых тканей. В зависимости от происхождения различают схизогенные (*греч.* schiso – раскалываю) и лизигенные (*греч.* lysis – растворение) вместилища выделяемых веществ (рис. 63).

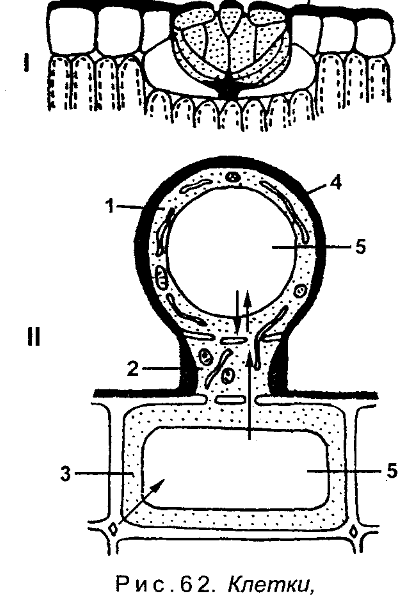


Рис. 62. *Клетки, секретирующие соли:*
I – солевая железка лимониума; II – солевой волосок лебеды; 1 – клетка-головка; 2 – клетка-ножка; 3 – клетка эпидермы; 4 – кутикула; 5 – вакуоль. Стрелками отмечен активный транспорт ионов
(по Т. С. Саламатовой, с изменениями)

Схизогенные вместилища представляют собой более или менее

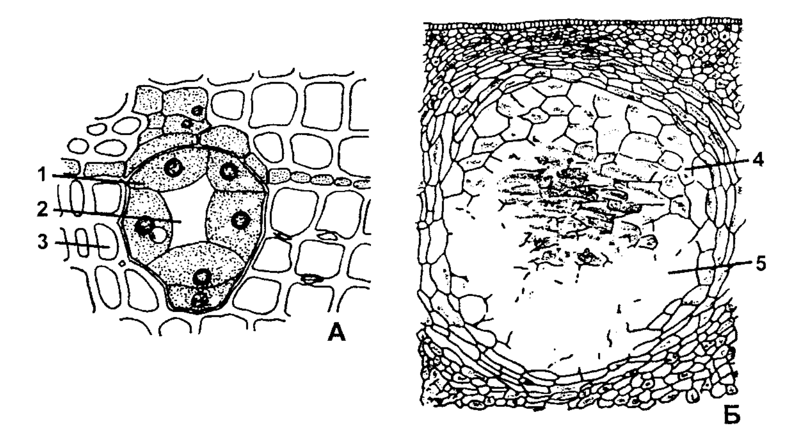


Рис. 63. *Выделительные ткани:*
А – схизогенный смоляной канал древесины сосны (Pinus sylvestris); Б – лизигенное эфироносное вместилище околоплодника мандарина (Citrus reticulata); 1 – эпителиальные клетки; 2 – межклетник; 3 – трахеиды; 4 – разрушающиеся клетки; 5 – полость (по В. Г. Хржановскому и соавт.)

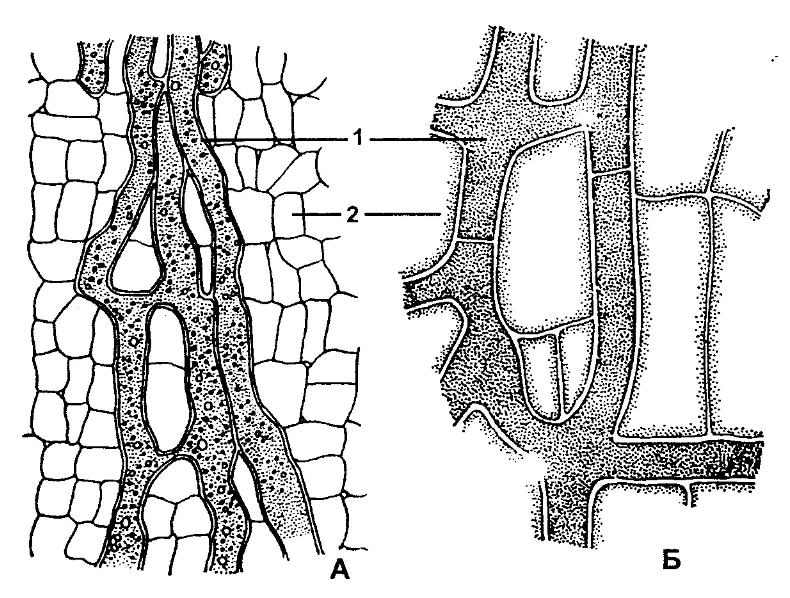


Рис. 64. *Членистые млечники:*
А – корня одуванчика (Taraxacum officinale) на продольном разрезе; Б – латука (Lactuca tatarica); 1 – латекс, 2 – паренхима коры (А – по В. Г. Хржановскому и соавт.; Б – по В. Х. Тутаюк)

обширные межклетники, заполненные выделяемыми веществами. Примером могут служить смоляные ходы, характерные для хвойных, аралиевых, зонтичных и других. Смоляные ходы обычно сильно ветвятся, образуя сложную сеть. Полагают, что смола обладает бактерицидными свойствами, а также отпугивает травоядных животных, делая растение несъедобным для них.

Лизигенные вместилища образуются на месте живых клеток, которые погибают и разрушаются после накопления в них веществ. Такие образования можно обнаружить в кожуре цитрусовых.

Кроме перечисленных основных типов, имеется много промежуточных форм. Весьма своеобразны *млечники*. Они бывают двух типов. *Членистые* образуются из многих живых клеток, расположенных цепочками. В месте контакта оболочки разрушаются, протопласты сливаются и в итоге формируется единая сеть (рис. 64). Такие млечники можно встретить у сложноцветных. *Нечленистые* млечники образуются гигантской многоядерной клеткой. Она возникает на ранних этапах развития, удлиняется и ветвится по мере роста растения, образуя сложную сеть, например у молочайных (рис. 65).

Клеточные стенки млечников сильно обводнены. Они не одревесневают и поэтому пластичны. Центральную часть млечника занимает вакуоль с латексом, а протопласт занимает постенное

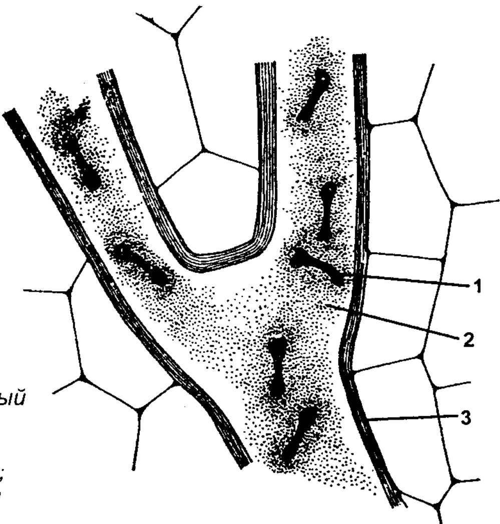


Рис. 65. *Нечленистый млечник у молочая (Euphorbia):*
1 – крахмальные зерна; 2 – латекс; 3 – стенка (по В. Х. Тутаюк)

положение. Причем границу между протопластом и вакуолью не всегда можно с уверенностью определить. Млечники проникают в области, где располагаются меристемы, и растут вместе с органом растения.

ПРОВОДЯЩИЕ ТКАНИ

В отличие от предыдущих, этот тип тканей относится к *сложным*, т.е. состоит из по-разному дифференцированных клеток. Кроме собственно проводящих элементов, здесь присутствуют механические, выделительные и запасающие (рис. 66). Эти ткани объединяют все органы растения в единую систему. Выделяют два типа проводящих тканей – *ксилему* (*греч.* xylon – дерево) и *флоэму* (*греч.* phloios – кора, лыко). Они имеют как структурные, так и функциональные различия.

Проводящие элементы ксилемы образованы мертвыми клетками. По ним осуществляется дальний транспорт воды и растворенных в ней веществ от корня к листьям. Проводящие элементы флоэмы сохраняют живой протопласт. По ним осуществляется дальний транспорт от фотосинтезирующих листьев к корню.

Обычно ксилема и флоэма располагаются в теле растения в определенном порядке, образуя слои или *проводящие пучки*. В зависимости от строения различают несколько типов проводящих пучков, которые характерны для определенных групп растений (рис. 67). В *коллатеральном открытом пучке* между ксилемой и флоэмой находится камбий, обеспечивающий вторичный рост (рис. 67-А, 68). В *биколлатеральном открытом пучке* флоэма располагается относительно ксилемы с двух сторон (рис. 67-В, 69). *Закрытые пучки* не содержат камбия, поэтому не способны к вторичному утолщению (рис. 67-Б, 67-Г, 70, 71). Кроме того, встречаются два типа *концентрических пучков*, где или флоэма окружает ксилему (рис. 67-Д, 72), или ксилема – флоэму (рис. 67-Е).

Ксилема (древесина). Развитие ксилемы у высших растений связано с обеспечением водного обмена. Поскольку через эпидерму постоянно выводится вода,

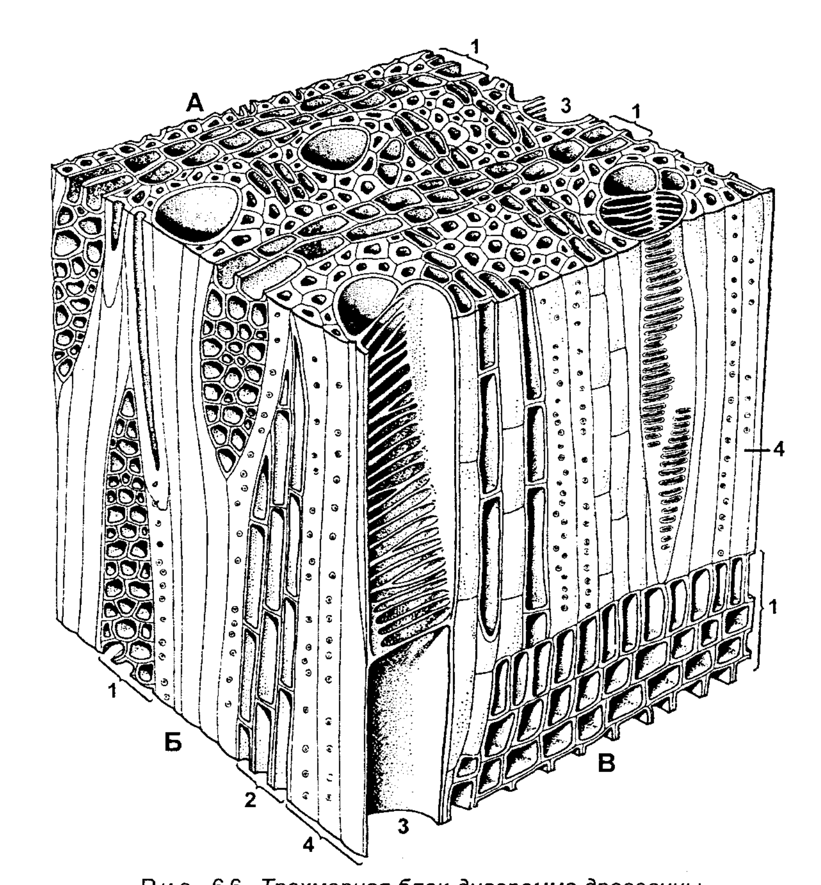


Рис. 66. *Трехмерная блок-диаграмма древесины дегенерии фиджийской (Degeneria vitiensis):*
А – поперечный разрез; Б – тангентальный разрез; В – радиальный разрез; 1 – древесинные лучи; 2 – древесинная паренхима; 3 – сосуд; 4 – волокна (по А. Л. Тахтаджяну)

пропорциональное количество влаги должно поглощаться растением и доставляться к органам, осуществляющим транспирацию. Несложно представить, что наличие живого протопласта в проводящих воду клетках сильно замедлило бы транспорт. По этой причине мертвые клетки здесь оказываются гораздо функциональнее. Однако мертвая клетка не обладает тургесцентностью, и поэтому механическими свойствами должна обладать оболочка. Действительно, проводящие элементы

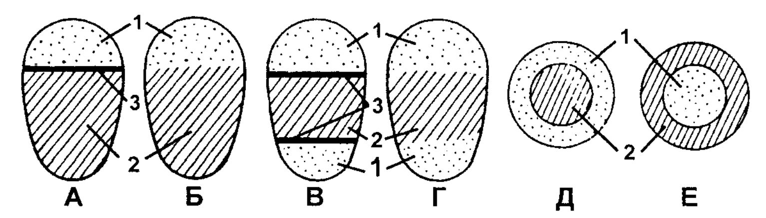


Рис. 67. *Схема строения разных типов проводящих пучков:*
А – коллатеральный открытый пучок; Б – коллатеральный закрытый пучок; В – биколлатеральный открытый пучок; Г – биколлатеральный закрытый пучок; Д – концентрический пучок с внутренней ксилемой; Е – концентрический пучок с наружной ксилемой; 1 – флоэма; 2 – ксилема; 3 – камбий (рисунок П. И. Куренкова под руководством В. А. Крыжановского)

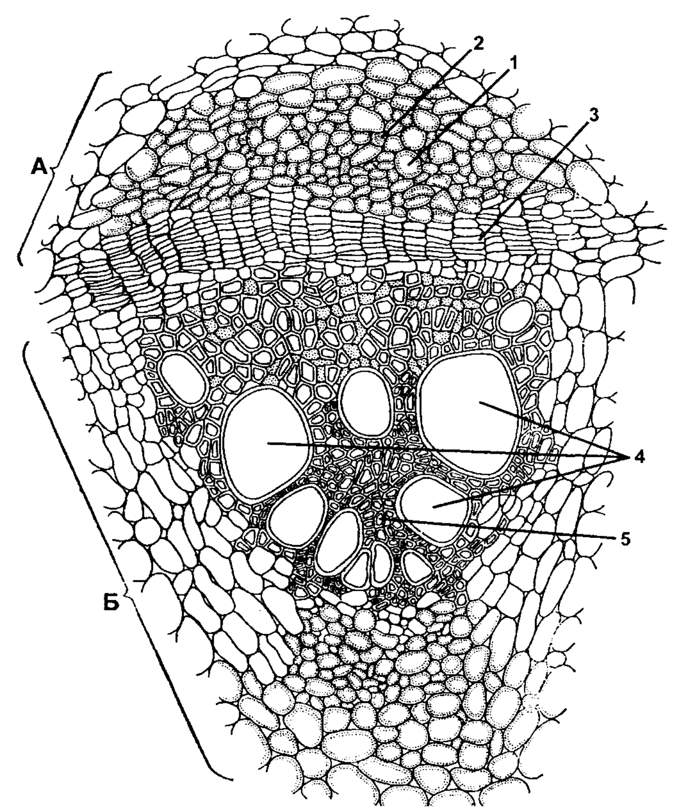


Рис. 68. *Коллатеральный открытый пучок (поперечный срез) стебля кирказона иберийского (Aristolochia iberica):*
А – флоэма; В – ксилема; 1 – ситовидная трубка; 2 – клетка-спутница; 3 – камбий; 4 – сосуды; 5 – древесинная паренхима (по В. Х. Тутаюк)

Рис. 69. *Биколлатеральный пучок стебля тыквы (Cucurbita pepo) на поперечном срезе:*
А – флоэма; Б – ксилема; 1– ситовидные трубки; 2 – клетки-спутницы; 3 – камбий; 4 – сосуды; 5 – закупоренный тиллами сосуд; 6 – древесинная паренхима; 7 – первичная ксилема (по В. Х. Тутаюк)

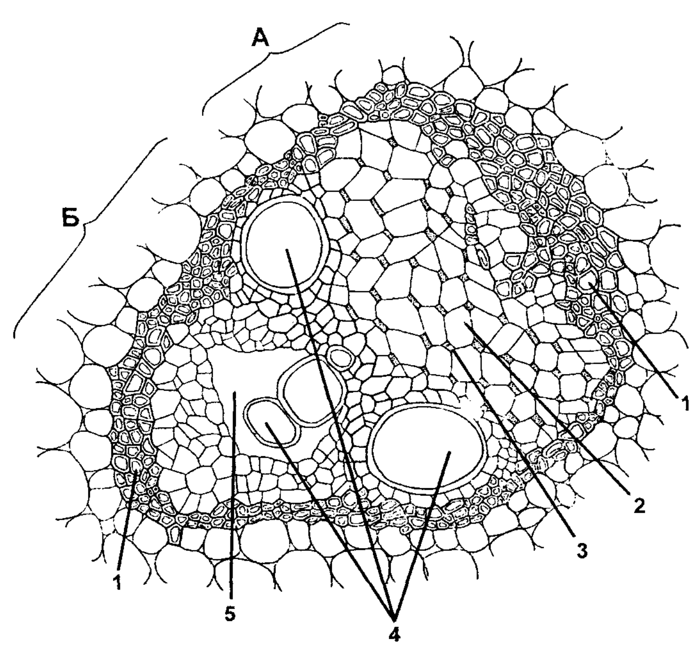


Рис. 70. *Закрытый коллатеральный пучок кукурузы (Zea mays): А – флоэма; Б – ксилема; 1 – склеренхимные волокна; 2 – ситовидные клетки; 3 – клетки-спутницы; 4 – сосуды; 5 – воздушная полость (по В.Х. Тутаюк)*

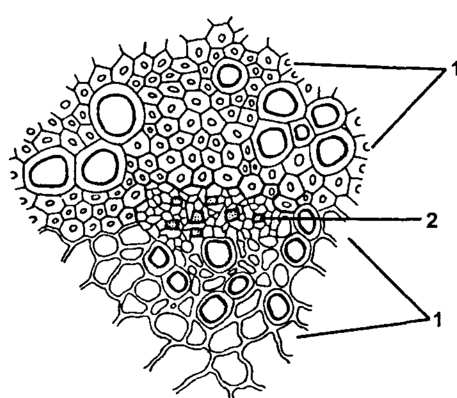


Рис. 71. *Закрытый биколлатеральный проводящий пучок солероса (Salicornia europaea): 1 – ксилемные участки; 2 – флоэма (по В.Х. Тутаюк)*

ксилемы состоят из вытянутых вдоль оси органа мертвых клеток с толстыми одревесневшими оболочками.

Первоначально ксилема образуется из первичной меристемы – прокамбия, расположенного на верхушках осевых органов. Вначале дифференцируется *протоксилема*,

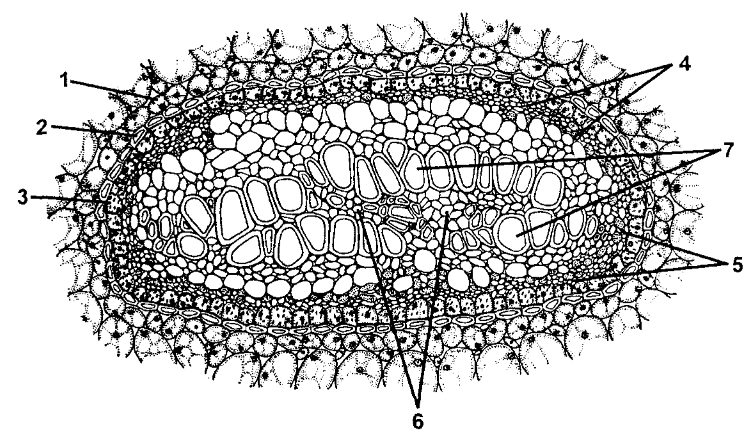


Рис. 72. *Концентрический пучок корневища папоротника-орляка (Pteridium aquilinum) на поперечном срезе: 1 – паренхима стебля; 2 – эндодерма; 3 – перицикл; 4 – паренхима, окружающая проводящий пучок; 5 – кольцо флоэмы; 6 – древесинная паренхима; 7 – ксилема (трахеиды) (по В.Х. Тутаюк)*

затем *метаксилема*. Существует три типа формирования ксилемы. При *экзархном* типе элементы протоксилемы сначала появляются на периферии пучка прокамбия, затем в центре возникают элементы метаксилемы. Если процесс идет в противоположном направлении (т.е. от центра к периферии), имеет место *эндархный* тип. В случае *мезархного* типа ксилема появляется в центре прокамбиального пучка, а затем откладывается как по направлению к центру, так и к периферии.

Для корня характерен экзархный тип закладки ксилемы, а для стебля – эндархный. У низкоорганизованных растений способы формирования ксилемы очень разнообразны и могут служить систематическими характеристиками.

У некоторых растений (например, однодольных) все клетки прокамбия дифференцируются в проводящие ткани. Они не способны к вторичному утолщению. У других (древесные формы) между ксилемой и флоэмой остаются меристемы, которые называются латеральными, или камбием. Эти клетки способны делиться, обновляя ксилему и флоэму. Такой процесс называется *вторичным ростом*.

У многих растений, произрастающих в сравнительно стабильных климатических условиях, он идет постоянно, а у форм, приспособленных к сезонным изменениям климата, – периодически (в результате образуются хорошо выраженные годовые кольца прироста).

Для правильного понимания строения и функционирования клеток, проводящих воду, может оказаться весьма полезным рассмотрение основных этапов дифференциации клеток прокамбия. Первоначально развивается *протоксилема*. Ее клетки имеют тонкие оболочки, что не препятствует их растяжению в соответствии с ростом органа. Затем протопласт начинает откладывать вторичную оболочку. Однако этот процесс имеет особенности. Вторичная оболочка откладывается не сплошным слоем (это не позволило бы клетке растягиваться), а в виде колец или по спирали. Удлинение клетки при этом не нарушается. У молодых клеток кольца или витки спирали расположены близко друг к другу, а у более зрелых расходятся в результате растяжения клетки (рис. 73). Несмотря на то что кольчатые и спиральные утолщения оболочки не препятствуют росту, механически они уступают оболочкам, где вторичное утолщение образует сплошной слой. Поэтому после прекращения роста в ксилеме формируются элементы со сплошной одревесневшей оболочкой. Это и есть *метаксилема*. Вторичное утолщение здесь не кольчатое или спиральное, как в протоксилеме, а точечное, лестничное или сетчатое (рис. 74). Ее клетки не способны растягиваться и быстро (иногда в течение нескольких часов) отмирают. Интересно, что этот процесс у расположенных поблизости клеток протекает очень согласованно. В цитоплазме появляется большое количество лизосом. Они распадаются, и находящиеся в них ферменты разрушают протопласт. Если при этом разрушаются поперечные стенки, то расположенные друг над другом цепочкой клетки образуют полый *сосуд* (рис. 75). Сосудами обладают большинство покрытосеменных растений и некоторые папоротникообразные.

Если проводящая клетка не образует сквозных перфораций в своей стенке, ее называют *трахеидой*.

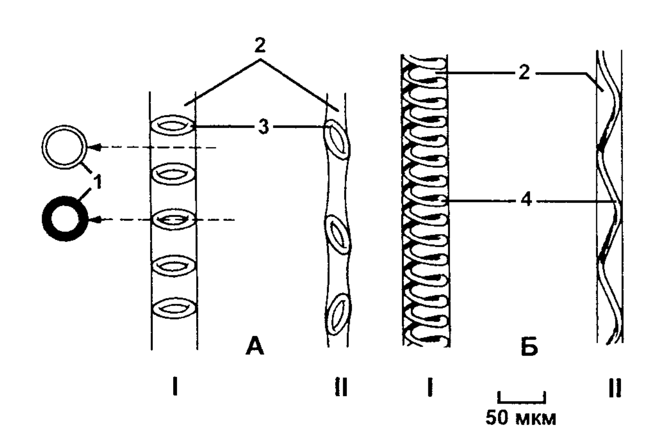


Рис. 73. *Строение сосудов протоксилемы:*
А – кольчатое утолщение: I – до растяжения; II – во время растяжения; Б – спиральное утолщение: I – до растяжения; II – после растяжения; 1 – поперечный разрез; 2 – целлюлоза первичной клеточной стенки; 3 – кольчатые отложения лигнина; 4 – спиральные отложения лигнина (по Н. Грину и соавт., с изменениями)

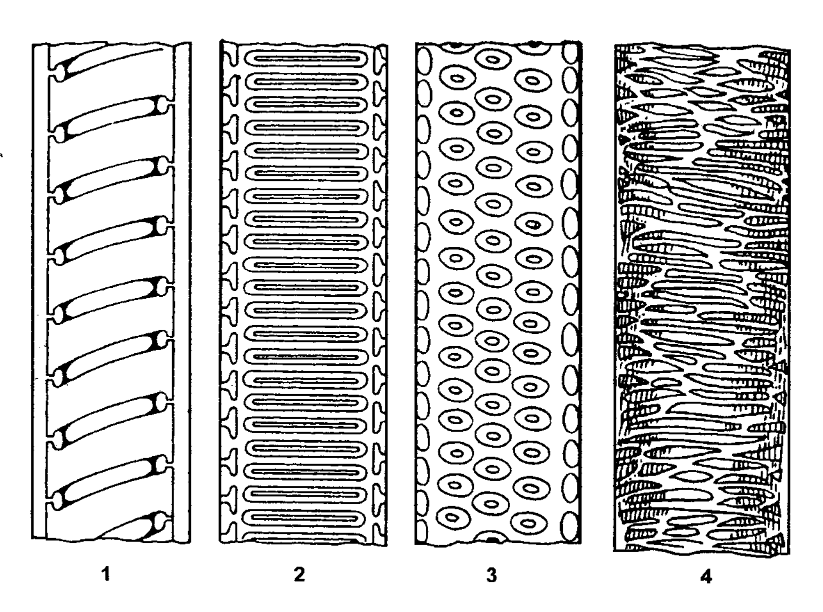


Рис. 74. *Основные типы проводящих элементов ксилемы:*
1 – спиральный; 2 – лестничный; 3 – точечный; 4 – сетчатый (по А. А. Яценко-Хмелевскому, с изменениями и дополнениями)

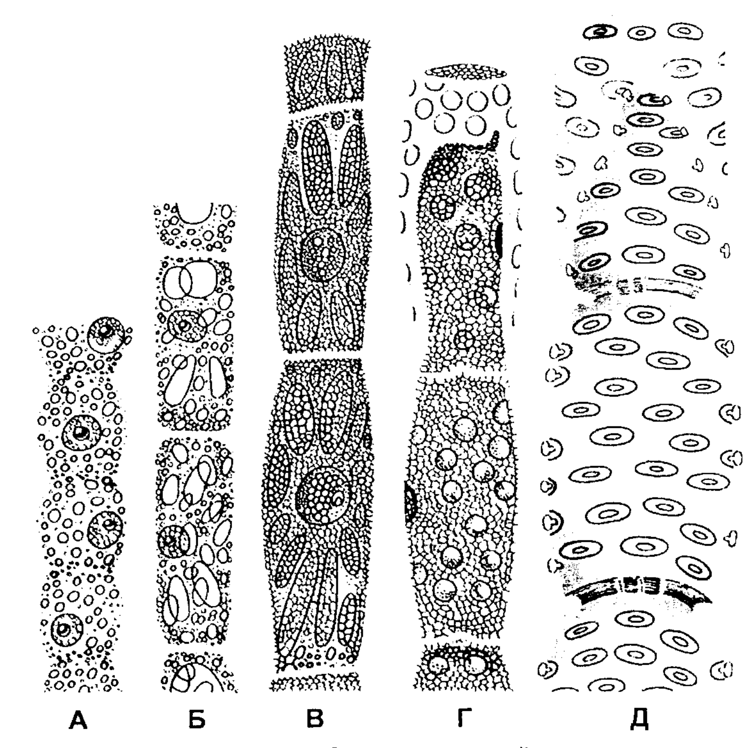


Рис. 75. *Развитие сосуда ксилемы с окаймленными порами:*
А – меристематические клетки; Б, В – развитие прокамбиального тяжа; Г – образование члеников сосудов из прокамбиальных клеток; Д – сосуд с окаймленными порами (по П. М. Жуковскому)

Передвижение воды по трахеидам идет с меньшей скоростью, чем по сосудам, потому что у них нигде не прерывается первичная оболочка. Между собой трахеиды сообщаются посредством *пор*. Сразу следует уточнить, что сам термин «пора» подразумевает сквозное отверстие. У растений же пора представляет собой лишь углубление во вторичной оболочке до первичной. Никаких сквозных перфораций между трахеидами не имеется.

Чаще всего встречаются окаймленные поры (см. т. 1, рис. 62), у которых обращенный в полость клетки канал образует некоторое расширение – *камеру поры*. Поры большинства хвойных на первичной оболочке имеют утолщение – *торус*. Напоминаем, что он представляет

собой своеобразный клапан и способен регулировать интенсивность водного транспорта. Смещаясь, торус перекрывает ток воды через пору, но после этого он уже не способен вернуться в прежнее положение, т. е. совершает одноразовое действие.

Поры бывают более или менее округлыми, а также вытянутыми перпендикулярно вытянутой оси (группа этих пор напоминает лестницу, поэтому такую поровость называют лестничной). Через поры осуществляется транспорт как в продольном, так и в поперечном направлении. Поры присутствуют не только у трахеид, но и у члеников сосудов (отдельных клеток, которые сообща образуют сосуд).

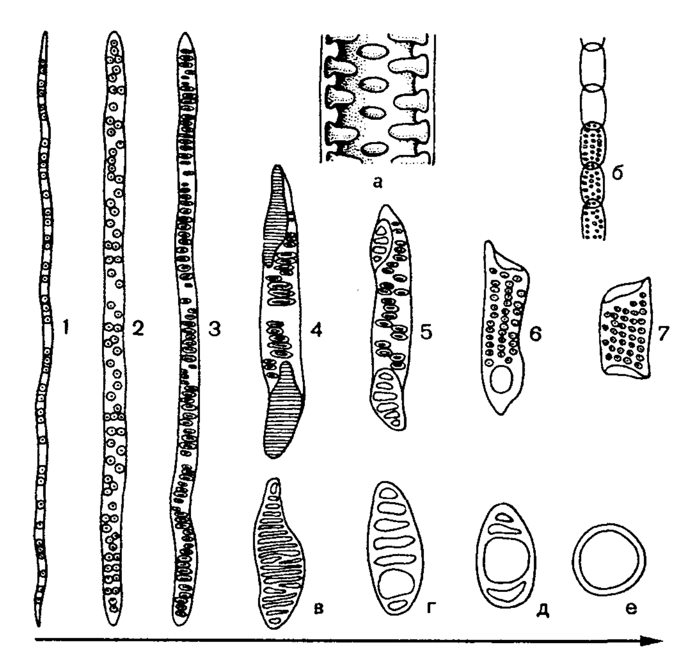


Рис. 76. *Изменение строения проводящих элементов ксилемы от трахеид к сосудам с точки зрения теории эволюции:*
1, 2 – трахеиды с округлыми окаймленными порами; 3 – трахеиды с вытянутыми окаймленными порами; 4 – 7 – членики сосудов, характеризующиеся различной степенью изменений в направлении сокращения их длины, уменьшения угла наклона конечных стенок, преобразования лестничных перфораций в простые; а – фрагмент продольного среза трахеального элемента; б – расположение члеников в сосуде; в – е – типы перфораций между члениками сосудов (по А. А. Яценко-Хмелевскому)

Трахеиды представляют собой первую (с точки зрения эволюционной теории) и основную структуру, осуществляющую проведение воды в теле высших растений. Предполагают, что сосуды возникли из трахеид путем лизиса поперечных стенок между ними (рис. 76). Большинство папоротникообразных и голосеменных не имеют сосудов. Передвижение воды у них происходит исключительно посредством трахеид.

Сосуды в процессе исторического развития возникали неоднократно, причем у разных групп растений, но наиболее важное функциональное значение они получили у покрытосеменных, у которых они имеются наряду с трахеидами. Возможно, обладание более совершенным механизмом транспорта помогло им выжить и достигнуть такого разнообразия форм.

Поскольку ксилема является сложной тканью, кроме водопроводящих элементов в ней содержатся и другие. Часть из них выполняет чисто механические функции. Это волокна либриформа (*лат.* liber – луб и forma – форма). Наличие дополнительных механических структур очень важно. Несмотря на утолщения, стенки водопроводящих элементов все же слишком тонки и не способны самостоятельно удерживать огромную массу многолетнего растения. Волокна развились из трахеид. Для них характерны меньшие размеры, мощные лигнифицированные (одревесневшие) оболочки и узкие полости. На стенке можно обнаружить поры, но они лишены окаймления. Волокна не способны проводить воду и выполняют только функцию опоры.

Кроме мертвых элементов, в ксилеме имеются и живые клетки. Их масса может составлять до 25% общего объема древесины. Поскольку эти клетки имеют более или менее округлую форму, их называют паренхимой древесины. Как правило, в теле растения паренхима располагается двумя способами. При первом клетки располагаются в виде вертикальных тяжей – это *тяжевая паренхима*. При другом – паренхима образует горизонтальные лучи, которые называются *сердцевинными лучами* (они соединяют сердцевину и кору).

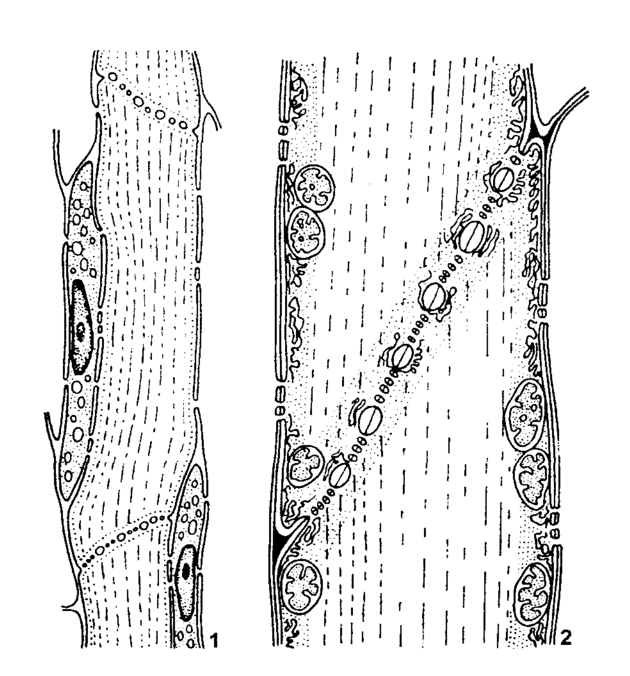


Рис. 77. *Структура ситовидных трубок флоэмы:*
1 – расположение ситовидных элементов и клеток-спутниц в ситовидной трубке; 2 – фрагмент продольного среза ситовидной трубки (район ситовидной пластинки) (по А. А. Яценко-Хмелевскому)

Считают, что паренхима выполняет ряд функций (к примеру, запасание веществ).

Флоэма (луб). Подобно ксилеме, флоэму относят к сложным тканям, т.к. она образована клетками нескольких типов. Основными из них являются проводящие, называемые *ситовидными элементами* (рис. 77). Если проводящие элементы ксилемы образованы мертвыми клетками, то у флоэмы они в течение всего периода функционирования сохраняют живой, хотя и сильно измененный протопласт. По флоэме осуществляется отток пластических веществ от фотосинтезирующих органов. Все живые клетки обладают способностью проводить органические вещества. Поэтому если ксилему можно обнаружить только у высших растений, то транспорт органических веществ между клетками осуществляется и у низших.

Как и ксилема, флоэма развивается из апикальных меристем. Вначале в прокамбиальном тяже формируется *протофлоэма*. Она способна растягиваться по мере роста окружающих ее тканей. Когда рост завершается, вместо протофлоэмы формируется *метафлоэма*.

У различных групп высших растений можно встретить два типа ситовидных элементов. У папоротникообразных и голосеменных они представлены *ситовидными клетками*. Ситовидные поля в них рассеяны по боковым стенкам. В протопласте сохраняется ядро, которое, однако, подвергается некоторой деструкции.

Ситовидные элементы покрытосеменных называются *ситовидными трубками*. Как уже отмечалось, ситовидные трубки сообщаются между собой через ситовидные пластинки. Ядра в зрелых клетках отсутствуют. Зато рядом с ситовидной трубкой присутствует *клетка-спутница*, которая образуется вместе с ситовидной трубкой в результате митотического деления общей материнской клетки (рис. 78). Клетка-спутница имеет более плотную цитоплазму с большим количеством активных митохондрий и полноценно функционирующее ядро. Характерно наличие огромного количества плазмодесм, приблизительно в десять раз большего, чем у других клеток. Полагают, что клетки-спутницы оказывают воздействие на функциональную активность безъядерных ситовидных трубок.

Рис. 78. *Развитие ситовидных элементов и клеток-спутников: 1 – ситовидная трубка; 2 – клетки-спутницы (по К. Эзау)*

Структура зрелых ситовидных клеток имеет ряд особенностей. Вакуоль отсутствует, в результате чего цитоплазма сильно разжижается. Ядро отсутствует (у покрытосеменных) или находится в сморщенном состоянии и функционально малоактивно. Рибосомы и комплекс Гольджи также отсутствуют, но хорошо развит эндоплазматический ретикулум, который не только пронизывает цитоплазму, но и переходит в соседние клетки через поры ситовидных полей. В изобилии встречаются хорошо развитые митохондрии и пластиды.

Транспорт между клетками идет через отверстия, расположенные на клеточных оболочках. Такие отверстия называют порами, но, в отличие от пор трахеид, являются сквозными. Их происхождение до сих пор не вполне ясно. Вероятнее всего они представляют собой сильно расширенные плазмодесмы, на стенках которых откладывается полисахарид каллоза. Поры редко встречаются поодиночке. Как правило, они располагаются группами, образуя *ситовидные поля*. Если у примитивных форм ситовидные поля без особого порядка рассеяны по всей поверхности оболочки, то у более совершенных покрытосеменных располагаются на примыкающих друг к другу концах соседних клеток, образуя *ситовидную пластинку* (рис. 79). Если на ней имеется только одно ситовидное поле, ее называют *простой*, если несколько – *сложной*.

Если механизм движения воды по проводящим элементам ксилемы подчиняется законам гидродинамики и в основном ясен, то транспорт веществ по живым ситовидным элементам до конца еще не исследован. Скорость передвижения растворов здесь составляет

до 150 см/час, что более чем в тысячу раз превышает скорость свободной диффузии. Вероятно, имеет место активный транспорт, а многочисленные митохондрии ситовидных элементов и клеток-спутниц поставляют необходимую для этого АТР.

Срок деятельности ситовидных элементов флоэмы зависит от наличия латеральных меристем. Если они есть, то ситовидные элементы служат один-два года, а затем замещаются новыми. Если камбий отсутствует, ситовидные элементы работают в течение всей жизни растения.

Кроме ситовидных элементов и клеток-спутниц, во флоэме присутствуют лубяные волокна, склереиды и паренхима.

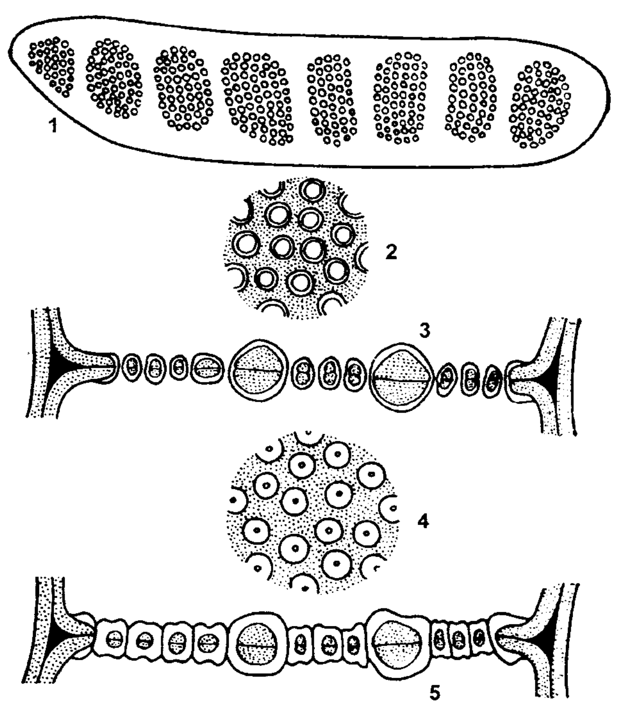


Рис. 79. *Строение ситовидной пластинки:*
1 – вид сверху сложной ситовидной пластинки; 2 и 3 – ситовидная пластинка на поперечном и продольном срезах ситовидной трубки при низком содержании каллозы в порах; 4 и 5 – то же самое при высоком содержании каллозы (по А. А. Яценко-Хмелевскому)

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Назовите признаки высших растений.
2. Какое поколение высших растений называется гаметофитом? Спорофитом?
3. Какие причины способствовали развитию у наземных растений дифференцированных тканей?
4. Чем характеризуются ткани растений?
5. Какие типы тканей растений вы знаете?
6. Чем простые ткани отличаются от сложных?
7. Назовите особенности образовательных тканей.
8. На какие группы подразделяются меристемы? Где они локализуются в теле растений?
9. Какие функции выполняют покровные ткани?
10. Как организованы различные типы покровных тканей? В чем состоит их значение?
11. Как устроен устьичный аппарат? Назовите известные вам типы устьичных аппаратов? Как функционирует устьице?
12. Назовите особенности паренхимных тканей, перечислите типы паренхимы.
13. Чем характеризуется колленхима? Склеренхима?
14. Какие типы выделительных структур растения вы знаете? В чем состоит их значение?
15. Какими способами могут образовываться вместилища выделяемых веществ?
16. Что такое млечники? На какие типы они подразделяются?
17. Как организованы проводящие ткани?
18. Что такое проводящие пучки? Назовите их типы.
19. В каком направлении перемещаются вещества по ксилеме? Флоэме? Различается ли состав транспортируемых веществ в ксилеме и во флоэме?
20. Каковы строение и функции ксилемы?
21. Каковы строение и функции флоэмы?
22. Как организованы проводящие элементы флоэмы у растений из разных систематических групп?
23. Как транспортируются вещества по флоэме?

ОРГАНЫ РАСТЕНИЙ, ИХ СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ

Дифференцированные органы присущи только высшим растениям. Водная среда не стимулирует расчленения тела у обитающих в ней водорослей, потому что создает достаточно стабильные условия обитания. Все клетки низшего растения находятся в сходных условиях: температура, освещение, минеральный состав окружающей воды и др. – и одинаковы для всех. Поэтому клеточные популяции низших растений, как правило, однородны (исключением являются некоторые высокоорганизованные водоросли, у которых можно обнаружить до десяти различных типов тканей). Отсутствие тканей, соответственно, делает невозможным и появление органов.

Выход на сушу вынудил предков современных высших растений решать задачи, не актуальные для водорослей, связанные с защитой от пересыхания, механической опорой, размножением и т. д. Размножение спорами на суше сопровождается гибелью громадного большинства генеративного материала. Поскольку лишь немногие споры попадают в благоприятную среду, возникает потребность в увеличении продукции спор, а поскольку для этого требуется много органического вещества, растение нуждается в большом количестве фотосинтезирующих клеток.

У первых наземных растений почти все клетки содержали хлоропласты. Но для фотосинтетических реакций в равной мере необходимы углекислый газ и вода. И если низшие растения легко получают эти вещества из окружающей их воды, на суше это невозможно, потому что большая часть углекислого газа находится в воздухе, а воды – в почве. В результате появилась полярность, при которой часть растения тяготела к поверхности почвы, а затем погрузилась в нее полностью, взяв на себя функцию поглощения воды из почвенных растворов. Другая часть растения, напротив, стремилась принять максимально вертикальное положение, оставаясь на поверхности. В отличие от подземной части, в клетках надземной сохранились хлоропласты, которые,

активно функционируя, обеспечивали все растение органическими веществами. Так появились два основных вегетативных органа – корень и побег (рис. 80).

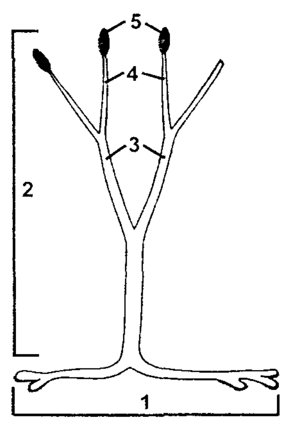


Рис. 80. *Основные органы спорофита примитивного высшего растения: 1 – предшественник корня; 2 – предшественник побега; 3 – мезом; 4 – телом; 5 – спорангии (по А. Л. Тахтаджяну)*

Конечно, возникновение органов сопровождалось появлением и развитием высокоспециализированных тканей, которые сообща обеспечивали нормальную жизнедеятельность всего растительного организма.

В этом разделе будут рассмотрены вегетативные (*лат.* vegetativus – растительный) органы, которые имеются у спорофитов (*греч.* spora – семя и phyton – растение) папоротникообразных и семенных растений, оставим без внимания мохообразных. Последние, хоть и относятся к высшим растениям, не имеют хорошо развитого спорофита (поколение растений, которое осуществляет бесполое размножение, т. е. спорами), а следовательно, и характерных для него тканей. Поэтому органы мохообразных не являются истинными.

КОРЕНЬ

Корень является одним из основных вегетативных органов высшего растения. Он обладает радиальной симметрией и способен к неограниченному росту в длину, потому что содержит апикальную меристему.

Прообразом корня были *ризомоиды* (*греч.* rhizoma – корневище) примитивных наземных растений. Эти элементарные органы возникли в результате дихотомического (вильчатого) ветвления нижнего полюса у риниофитов и напоминали корневища современных высших растений. Ризомоиды были покрыты волоскообразными выростами – *ризоидами* (*греч.* rhiza – корень

и eidos – вид). Полагают, что из ризоидов развились корневые волоски, а из ризомоидов – корневища и корни. Появление органа, специализированного на поглощении из почвы воды и транспорте ее к фотосинтезирующей надземной части, стало событием, которое резко повысило общий уровень внутренней организации первых высших растений и дало прекрасные перспективы для дальнейшего эволюционного развития на поверхности суши.

Строение корня зависит от его возраста. У молодого корня выделяют несколько зон, которые имеют анатомические и функциональные различия (рис. 81). На верхушке органа располагается точка роста, образованная апикальной меристемой. Постоянно растущий корень нуждается в защите этой точки от механического повреждения твердыми частицами почвы. Эту функцию берет на себя *корневой чехлик*, который имеется у большинства растений, отсутствуя лишь у некоторых водных форм и паразитов. Чехлик образован рыхло расположенными тонкостенными живыми клетками. Они постоянно слущиваются и заменяются новыми. Из отслоившихся клеток образуется слизь, которая выполняет роль своеобразной смазки, облегчая продвижение корня в почве. Кроме функций защиты и смазки, корневой чехлик определяет положительный геотропизм корня (эту функцию легко доказать, удалив чехлик – корень при этом теряет свою ориентацию вниз, но восстанавливает ее после регенерации чехлика). Механизм, обеспечивающий восприятие силы тяжести, до конца еще не ясен, возможным объяснением этого является присутствие в клетках корневого чехлика крупных зерен крахмала. Полагают, что при изменении ориентации корня тяжелые зерна смещаются, генерируя при этом сигнал, который координирует дальнейший рост корня в правильном направлении.

Непосредственно под чехликом располагается *зона деления* – постоянно делящиеся клетки, которые обеспечивают апикальный рост. Интересно, что в результате деления дочерние клетки откладываются не только внутрь, но и наружу, пополняя популяцию постоянно

погибающих клеток корневого чехлика. В точке роста находятся *инициальные клетки*, которые никогда не специализируются, а дают начало всем другим клеткам. Их численность зависит от систематического положения растения. К примеру, у большинства папоротникообразных присутствует лишь одна инициаль, имеющая вид тетраэдра. В плоскостях, параллельных

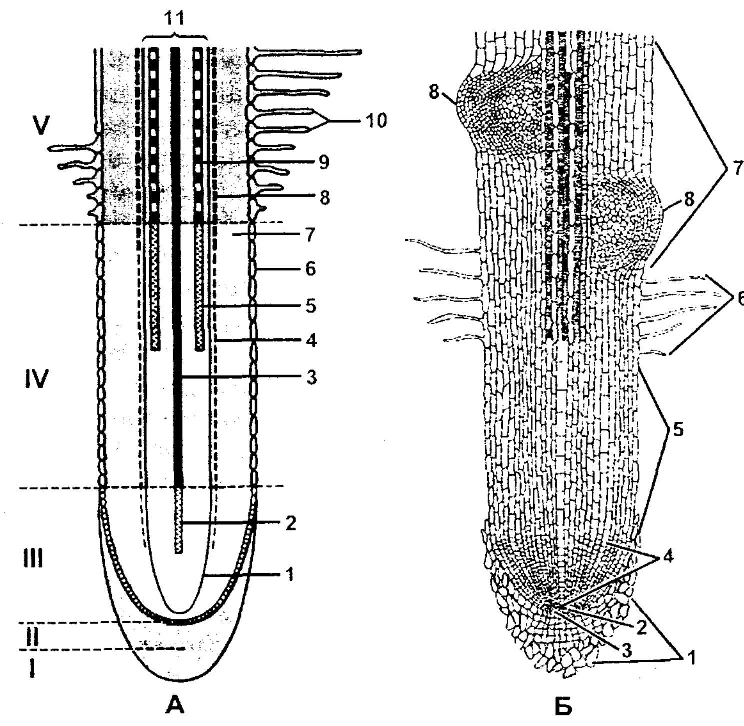


Рис. 81. *Схема строения кончика корня (продольный срез):*
А – схематическое изображение: I – корневой чехлик; II – зона инициальных клеток; III – зона меристемы; IV – зона растяжения; V – зона корневых волосков (зона всасывания); 1 – перицикл; 2 – незрелые элементы флоэмы; 3 – зрелые элементы флоэмы; 4 – эндодерма без поясков Каспари; 5 – незрелые элементы ксилемы ; 6 – ризодерма; 7 – первичная кора; 8 – эндодерма с поясками Каспари; 9 – зрелые элементы ксилемы; 10 – корневые волоски; 11 – центральный цилиндр;
Б – клеточное изображение: 1 – корневой чехлик; 2 – зона инициальных клеток; 3 – калиптроген (меристема корневого чехлика); 4 – зона деления клеток; 5 – зона роста клеток; 6 – зона корневых волосков (зона всасывания); 7 – зона проведения; 8 – формирующиеся боковые корни
(по В. В. Полевому и В. Х. Тутаюк)

граням тетраэдра, постоянно осуществляются деления, при этом одна из дочерних клеток остается инициалью. Она восстанавливает свою характерную форму и объем, после чего вновь приступает к делению. Другая дочерняя клетка несколько раз делится, а затем дифференцируется в элемент конкретной ткани. В апексах семенных растений инициальных клеток много, и они располагаются слоями, каждый из которых дает начало определенной структуре корня. Так, у двудольных покрытосеменных инициали образуют три слоя. Из первого образуется корневой чехлик и ризодерма, из второго формируется первичная кора, из третьего – осевой цилиндр.

В следующем после зоны деления участке корня клетки почти не увеличивают свою численность, зато сильно увеличивают свой объем и растягиваются, поэтому эта область получила название *зоны растяжения*. Она составляет несколько миллиметров и кажется светлой. Уже здесь начинает формироваться ризодерма и происходит всасывание небольшого количества воды. Однако основное количество почвенных растворов поглощается в следующем участке – *зоне всасывания*.

Зона всасывания имеет огромное значение для жизни растения, потому что именно она снабжает все клетки водой и минеральными веществами. Всасывание осуществляется особой специализированной эпидермальной тканью – *ризодермой* (*греч.* rhiza – корень и derma – кожа), которая расположена на поверхности корня. Ризодерма покрыта тонкими волосками, представляющими собой выросты стенок клеток с цитоплазмой (рис. 82). Длина волосков в среднем составляет один-два миллиметра, но у разных растений может колебаться от 0,05 до 10 мм. Все вместе они увеличивают поверхность всасывания примерно в 18 раз. Ризодерма очень деятельна и активно влияет на процессы всасывания, избирательно поглощая необходимые для растения вещества. Оболочка корневого волоска очень тонка, снаружи она покрыта слизью, которая облегчает всасывание. В цитоплазме клеток ризодермы содержится много митохондрий, что свидетельствует о высокой энергетической активности этих клеток.

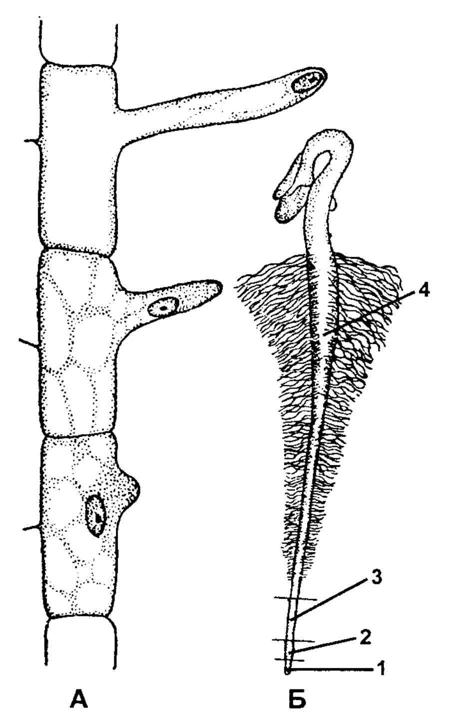


Рис. 82. *Развитие корневых волосков: А – стадии развития волосков; Б – зоны роста корня у проростка редьки (Raphanus sativus); 1 – корневой чехлик; 2 – меристема; 3 – зона растяжения; 4 – зона корневых волосков (по Робинсу и соавт.)*

Несмотря на то что зона всасывания перманентно присутствует в молодом корне, она очень динамична. Нежная ризодерма непрерывно погибает, и этот процесс идет в апикальном направлении, но со стороны зоны растяжения в нее постоянно включаются новые клетки. Поскольку все это сопровождается ростом корня, зона поглощения постепенно перемещается в почве и корневые волоски получают доступ к новым источникам минеральных веществ.

Ниже ризодермы располагается *первичная кора*, состоящая в основном из живых паренхиматозных клеток с тонкими оболочками. В первичной коре хорошо развита система межклетников, циркулирующий в них воздух снабжает живые клетки кислородом (особенно сильно межклеточные пространства развиты у растений, растущих на избыточно увлажненных почвах). Кроме того, межклетники сообща образуют важную транспортную систему – *систему апопласта*. Транспорт веществ от всасывающих клеток (ризодермы) до проводящих элементов осевого цилиндра через первичную кору осуществляется двумя путями: по связанным между собой через плазмодесмы протопластам живых клеток первичной коры, т. е. по симпласту; или по межклетникам, т. е. по апопласту. Обычно активно используются оба способа.

Первичная кора отделена от ризодермы слоем особых клеток – *экзодермой* (*греч.* exo – снаружи, вне и derma – кожа), а от осевого цилиндра – *эндодермой* (*греч.* endon – внутри и derma – кожа), что очень важно для решения функциональных задач (рис. 83). Экзодерма первоначально регулирует транспорт, а после гибели ризодермы становится покровной тканью корня. При этом функция всасывания вначале резко ослабляется, а затем исчезает вовсе, поэтому данный участок корня специализируется на транспорте веществ и соответственно называется *зоной проведения*.

Клетки эндодермы привлекают внимание необычным устройством своих оболочек. Они имеют характерные утолщения, которые окружают клетку в виде пояса (рис. 84). По имени описавшего их ученого утолщения

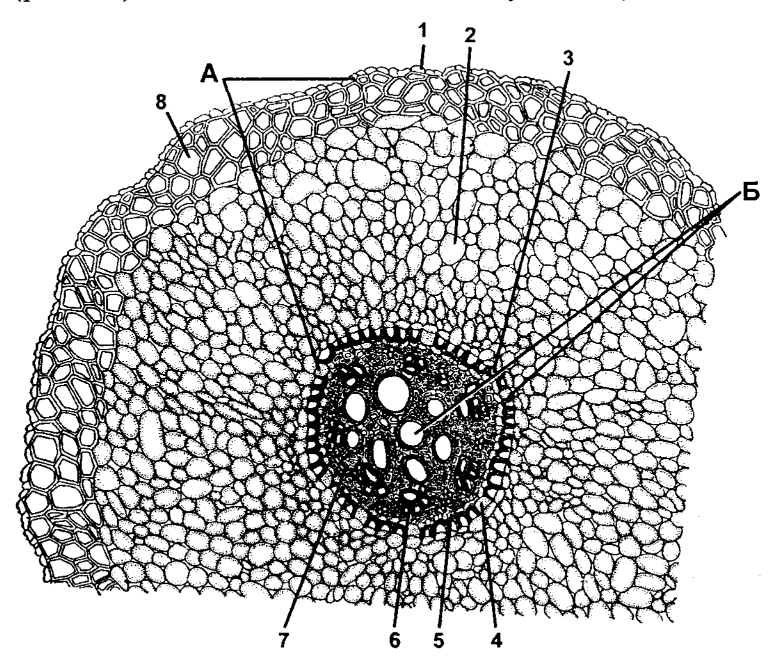


Рис. 83. *Поперечный срез корня ириса (Iris):*
А – кора; Б – центральный цилиндр; 1 – эпиблема (первичная покровная ткань корня); 2 – поглощающая паренхима; 3 – эндодерма; 4 – пропускные клетки; 5 – перицикл; 6 – ксилема; 7 – флоэма; 8 – экзодерма (по В. Х. Тутаюк)

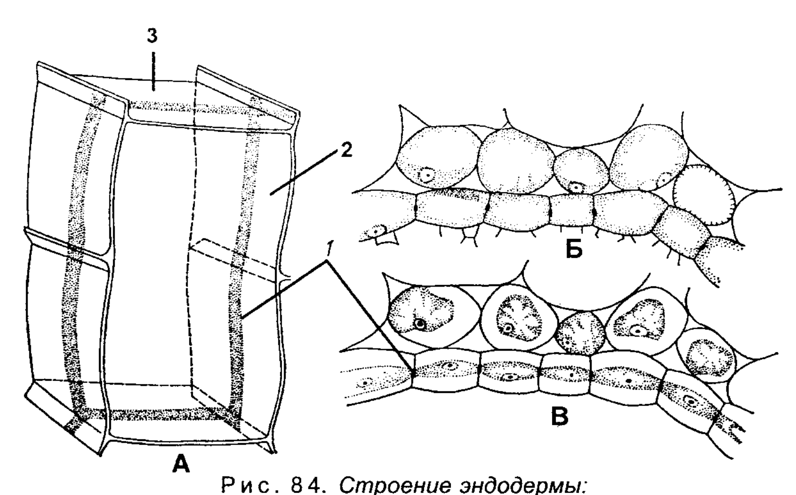


Рис. 84. *Строение эндодермы:*
А – схематическое изображение клетки эндодермы с пояском Каспари на поперечных и радиальных стенках; Б – пояски Каспари на радиальных стенках; В – клетки эндодермы в состоянии плазмолиза (цитоплазма не отходит от оболочки вдоль всего пояска Каспари); 1 – поясок Каспари; 2 – продольная радиальная стенка; 3 – поперечная стенка (по К. Эзау)

называются *поясками (или пятнами) Каспари*. В поясках присутствует суберин, что придает им водоотталкивающие свойства. Клетки эндодермы, смыкаясь в области поясков Каспари, окружают осевой цилиндр, создавая водонепроницаемое кольцо, которое вынуждает транспортирующиеся по апопласту растворы переходить в симпласт, а затем в проводящие структуры осевого цилиндра (см. далее рис. 93).

Осевой цилиндр в корне начинает формироваться довольно рано, его элементы закладываются в непосредственной близости от зоны деления. Наружный слой осевого цилиндра образован меристематической тканью – *перициклом* (*греч.* perikykloo – окружаю), под ним располагается прокамбий, из клеток которого дифференцируются проводящие элементы. Уместно вспомнить, что в корне ксилема и флоэма развиваются экзархно, или центростремительно, т. е. их первичные элементы (протоксилема и протофлоэма) закладываются ближе к перициклу, а более зрелые (метаксилема и метафлоэма) – ближе к центру. Сначала формируется флоэма (ее элементы можно обнаружить рядом с апексом), позже

ксилема, но впоследствии ксилема развивается быстрее, занимая в итоге центр молодого корня, где располагается в виде звезды. Флоэма теперь занимает промежутки между лучами звезды (рис. 85).

Все, описанное выше, относится к первичной структуре корня. Она характерна для молодых корней и корней, в которых отсутствуют латеральные меристемы (что имеет место у папоротникообразных и однодольных покрытосеменных). Такие органы не способны к вторичному утолщению. Однако в корнях голосеменных и двудольных покрытосеменных растений латеральные меристемы присутствуют в виде камбия, перицикла и феллогена. Клетки камбия не образуют сплошного слоя, а располагаются группами между ксилемой и флоэмой. Откладывая наружу вторичную

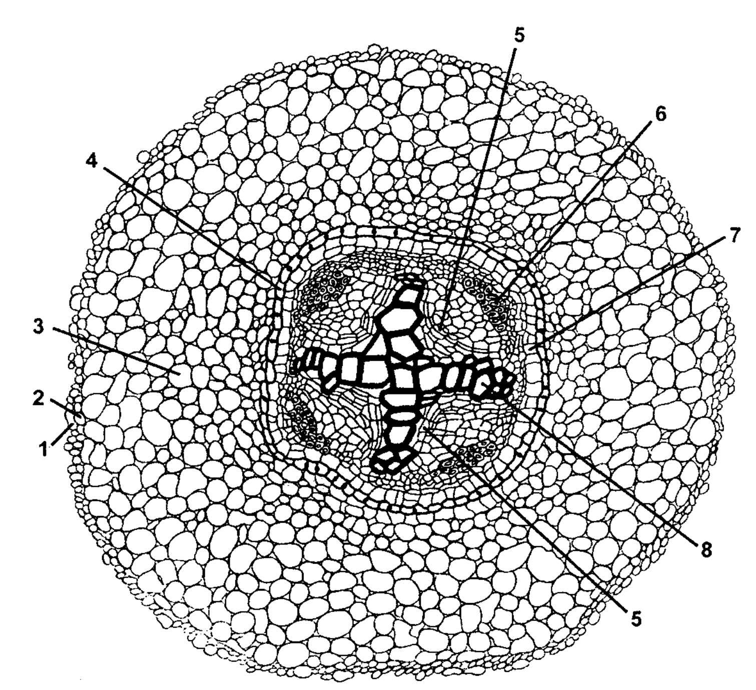


Рис. 85. *Переход (начало) первичного строения корня к вторичному у бобов (Vicia faba):*
1 – эпиблема; 2 – гиподерма; 3 – коровая паренхима; 4 – эндодерма; 5 – камбий; 6 – флоэма; 7 – перицикл; 8 – ксилема (по В.Х. Тутаюк)

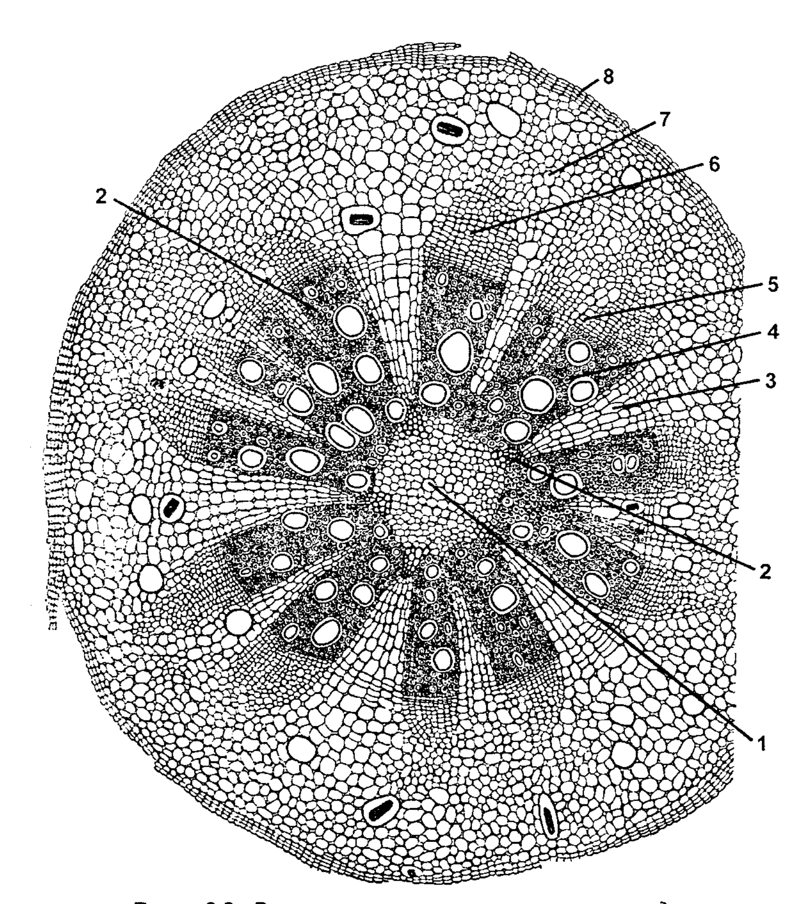


Рис. 86. *Вторичное строение корня винограда:*
1 – сердцевинная паренхима; 2 – протоксилема; 3 – сердцевинные лучи; 4 – вторичная ксилема; 5 – камбиальная зона; 6 – флоэма; 7 – первичная кора; 8 – перидерма (по В. Г. Александрову)

флоэму и внутрь вторичную ксилему, камбий обеспечивает вторичное утолщение корня, которое со временем может стать очень значительным (принципиально вторичные утолщения корня и стебля схожи, однако годовые слои прироста в корне обычно не выражены). Перицикл не способен генерировать проводящие элементы, но образует паренхимные лучи (рис. 86). Феллоген образуется в перицикле, он откладывает наружу клетки, которые вскоре отмирают и образуют пробку

(оказавшиеся снаружи от пробки живые клетки первичной коры также отмирают), после чего корень приобретает буро-коричневую окраску.

Корень способен формировать боковые ответвления, которые развиваются эндогенно из перицикла. Обычно этот процесс происходит в молодом корне на некотором расстоянии от апекса и осуществляется следующим образом. На поверхности осевого цилиндра образуется бугорок из делящихся клеток перицикла. По мере его увеличения в бугорке формируется апикальная меристема. Затем зачаточный корешок прорывает слой эндодермы, а также первичную кору и становится *боковым корнем* с собственным апексом и чехликом. В нем развиваются проводящие элементы осевого цилиндра.

От боковых корней следует отличать *придаточные* (рис. 87). Последние образуются на стеблях, листьях и на корнях (в отличие от боковых корней, придаточные здесь возникают не на молодых органах вблизи апекса, а на старых корнях). Придаточные корни развиваются из различных популяций живых клеток – камбий, феллоген, паренхима и др.

Вместе все корни одного растения образуют *корневую систему*, причем у разных групп растений она формируется неодинаково. Существует несколько классификаций

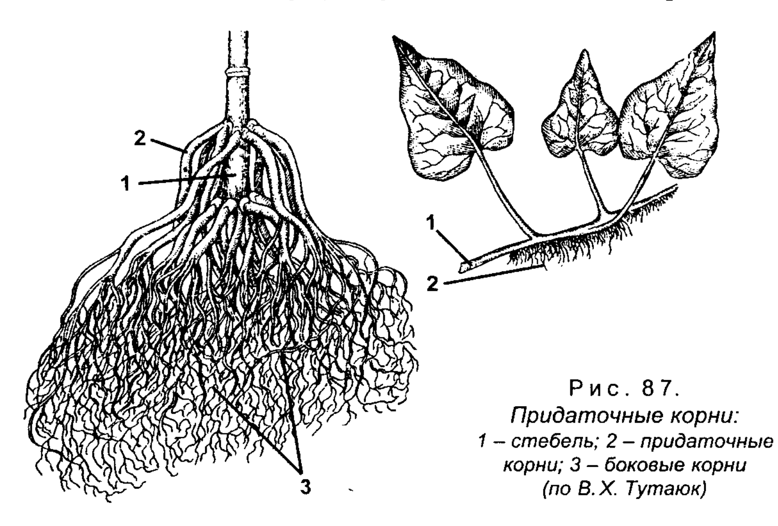
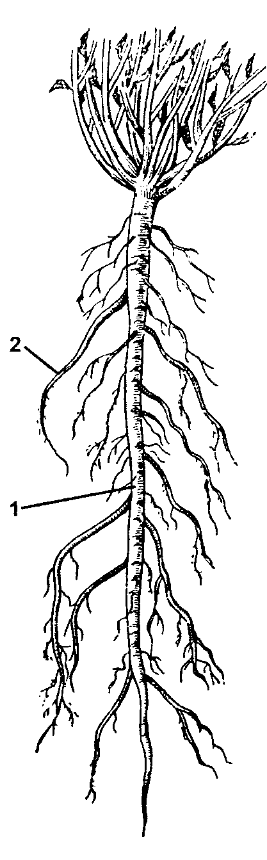


Рис. 87. *Придаточные корни: 1 – стебель; 2 – придаточные корни; 3 – боковые корни (по В.Х. Тутаюк)*

Рис. 88. *Стержневая корневая система: 1 – главный корень; 2 – боковые корни (по В.Х. Тутаюк)*



корневых систем, каждая из них основывается на различиях самих корней, распределении их в почве и т.д.

В *стержневой корневой системе* хорошо развит главный корень (напомним, что он присущ только семенным растениям, у которых развивается из зародышевого корешка), который легко выделяется среди других корней. Такая система характерна для большинства двудольных (рис. 88).

Мочковатая корневая система образована придаточными корнями. Главный корень здесь не различим, он может быть неразвитым или отсутствовать вовсе (рис. 89). Мочковатую корневую систему имеют, в частности, злаки.

Папоротникообразные не имеют семени, поэтому у них главный корень вообще не принимает участия в формировании корневой системы – она с самого начала образуется из придаточных корней (после отмирания зародышевого корешка). Это первично гоморизная корневая система (рис. 90).

Если главный корень имеется только на ранних этапах (конечно, имеются в виду семенные растения), а затем отмирает, корневая

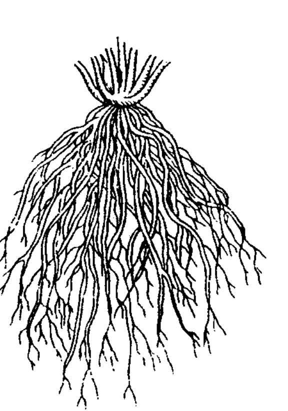


Рис. 89. *Мочковатая корневая система (по В.Г. Хржановскому)*

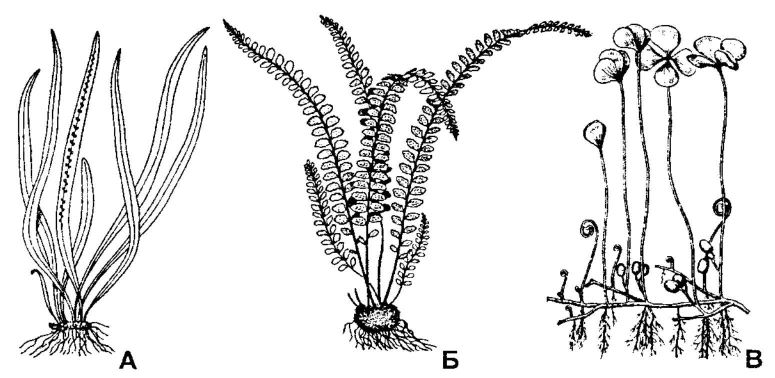


Рис. 90. *Первично гоморизная корневая система папоротникообразных:*
А – граммитис усыпанный (Grammitis adspersa); Б – асплениум волосовидный (Asplenium trichomanes); В – марсилея четырехлистная (Marsilea quadrifolia) (по «Жизнь растений», т. 4)

система формируется из придаточных корней и называется *вторично гоморизной.*

Корневая система, в которой одновременно присутствуют и главный и придаточные корни, получила название *аллоризной* (*греч.* allos – другой и rhiza – корень) (рис. 91).

В зависимости от распределения корней в толще почвы выделяют *поверхностные, глубинные и универсальные* корневые системы. Поверхностно располагаются корневые системы у большинства однолетних растений, а также у некоторых многолетних (в частности, злаков, кактусов и др.). Особенно это характерно для растений дождевых лесов, у которых большая часть корневой системы располагается на глубине до 30 см, и растений, произрастающих в болотистой местности.

Рис. 91. *Смешанная (аллоризная) корневая система:*
1 – семядоли; 2 – надсемядольная часть стебля; 3 – подсемядольная часть стебля (гипокотиль); 4 – придаточные корни; 5 – боковые корни; 6 – главный корень (по В. Г. Хржановскому)

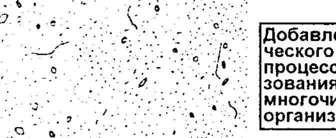




Рис. 92. *Гумус и развитие почвенной структуры:*
слева – образец бедного гумусом суглинка, заметно отсутствие структуры; справа – образец того же суглинка, но обогащенного гумусом. Структура его очень рыхлая, образованная множеством агрегатов различной величины (по Б. Небелу)

Глубоко в почве располагаются корни многих растений, живущих в условиях дефицита влаги (ксерофитов). У них корни могут достигать уровня грунтовых вод.

Функции корня разнообразны, но главной из них является поглощение почвенных растворов. Любое растение нуждается в неорганических ионах, которые получает извне. Источником азота служит воздух, остальные же элементы находятся в соединениях, которые образуют горные породы. Эти породы подвергаются воздействию различных факторов, что приводит к их постепенному разрушению – выветриванию. В результате образуется песок, а ионы, попадая в воду, становятся доступными для растений.

Для четкого понимания процесса всасывания почвенных растворов необходимо в общих чертах знать устройство почвы. В ее состав входят минеральные компоненты – различные фракции песка, пыль, глина и компонент, имеющий биогенное происхождение, – гумус. Он образуется в результате переработки некоторыми живыми организмами детрита – мертвых корней, листьев, веток и других органических остатков. Гумус связывает минеральные частицы, и в результате формируются плотные гранулы, обильно пронизанные порами. Такая структура позволяет почве поглощать и удерживать значительные объемы воды и при этом обеспечивает оптимальное соотношение воды и воздуха (рис. 92). Вода

в почве может находиться в доступных или не доступных для растения состояниях. Не доступна вода, связанная почвенными коллоидами, минеральными компонентами почвы и находящаяся в мелких капиллярах. Доступная же влага удерживается в почве силой 0,5 МПа – 3,0 МПа. На доступность воды влияет также величина концентрации ионов. Чрезмерное содержание солей в почвенных растворах не позволяет корням растений всасывать влагу, напротив, вода в такой ситуации может даже покидать растение. Некоторые растения, приобретя соответствующие приспособления, адаптировались к условиям засоления, но все-таки сильно засоленные почвы, как правило, безжизненны.

Обитающие в различных условиях растения поразному снабжаются водой, в связи с чем их делят на ряд экологических групп.

Гидратофиты (*греч.* hydor – вода и phyton – растение) обитают в воде, поэтому никакого дефицита влаги не испытывают, напротив, им часто приходится решать задачи, связанные с выведением лишней воды (особенно это актуально для пресноводных форм). Первичными гидратофитами являются водоросли, они не имеют корня и воду поглощают всей поверхностью тела. Вторичные гидратофиты представляют собой высшие растения, предки которых в процессе эволюции вторично заселили водную среду.

Гигрофиты (*греч.* hygros – влажный и phyton – растение) являются наземными растениями, хотя и произрастают в условиях обильного увлажнения. Дефицит воды для них губителен.

Ксерофиты (*греч.* xeros – сухой и phyton – растение) живут в условиях жары и засухи, поэтому они почти постоянно испытывают недостаток влаги. Многие из ксерофитов приспособились запасать воду в своих тканях (например, алоэ, кактусы).

Мезофиты (*греч.* mesos – средний и phyton – растение) растут при более или менее регулярном увлажнении. К этой группе относятся большинство наземных растений.

Бóльшая часть воды поглощается в специализированном для выполнения этой функции отделе корня – зоне всасывания. Своеобразным ионным насосом здесь служат клетки ризодермы. Всасывание воды осуществляется посредством осмоса, причем этот процесс регулируется осмотически активными веществами, которые содержатся в протопластах живых клеток, а также в клеточных стенках. Такими веществами являются минеральные соли и некоторые метаболиты. Напомним, что транспорт воды в клетку осуществим только в том случае, если в ней содержится осмотически активных веществ больше, чем в почвенных растворах. Затем вода с минеральными солями проходит через паренхиму первичной коры и достигает эндодермы. И если до этого транспорт шел как по межклетникам (по апопласту), так и по соединенным между собой плазмодесмами протопластам (по симпласту), окруженные водонепроницаемыми поясками Каспари клетки эндодермы вынуждают растворы из межклетников переходить в симпласт (рис. 93). После этого вода с находящимися в ней ионами попадает в осевой цилиндр, где проникает в ксилему. Этому процессу способствуют находящиеся вблизи элементов ксилемы паренхимные клетки. Они выполняют роль второго ионного насоса, перекачивая ионы через поры в стенках трахеид в их полость. В результате находящийся в ксилеме раствор (ксилемный сок) содержит ионов больше, чем окружающий раствор, что заставляет воду по закону осмоса поступать внутрь сосудов. При этом формируется гидростатическое давление, которое называется *корневым давлением*. Оно может достигать нескольких атмосфер. Корневое давление можно измерить, совершив несложный эксперимент – срезать под корень растение (почва под ним должна быть хорошо увлажнена) и укрепить на пеньке манометр. Благодаря корневому давлению вода выходит через срез, и ее давление может быть измерено манометром (рис. 94). О механизме движения воды по ксилеме более подробно будет рассказано в разделе, посвященном стеблю.

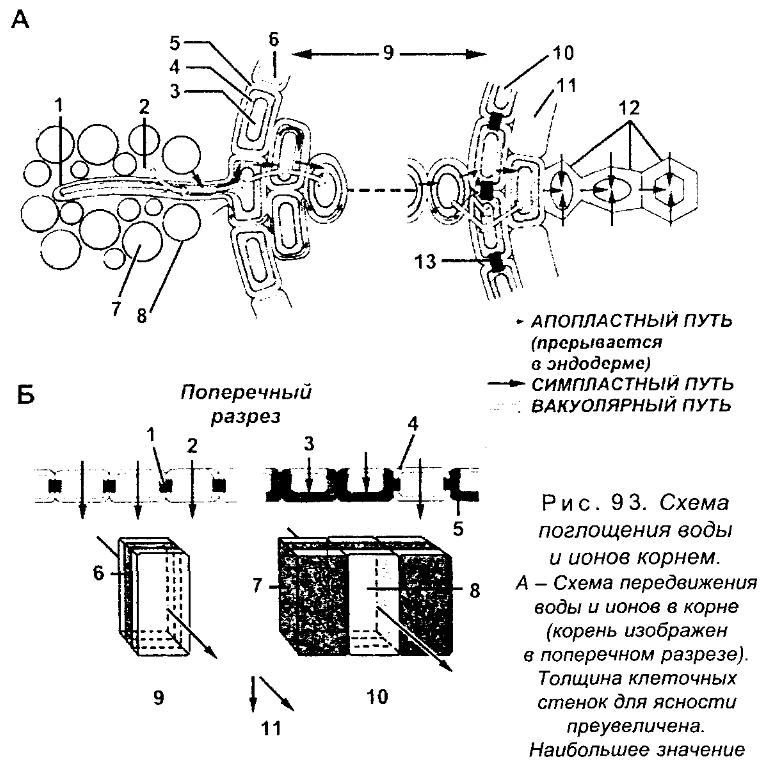


Рис. 93. *Схема поглощения воды и ионов корнем. А – Схема передвижения воды и ионов в корне (корень изображен в поперечном разрезе). Толщина клеточных стенок для ясности преувеличена. Наибольшее значение для передвижения воды и растворенных в ней веществ имеет апопластный путь. Менее важен симпластный путь, если не считать переноса солей в области эндодермы. Передвижение по вакуолярному пути ничтожно мало: 1 – корневой волосок; 2 – воздух + вода; 3 – вакуоль; 4 – цитоплазма; 5 – клеточная стенка; 6 – слой клеток, образующих корневые волоски (ризодерма); 7 – частичка почвы; 8 – тонкая пленка воды, прочно связанная с частичкой глинозема; 9 – кора; 10 – эндодерма; 11 – перицикл; 12 – сосуды ксилемы; 13 – поясок Каспари. Б – Структура и функция эндодермы корня. Показаны пояски Каспари в молодых эндодермальных клетках и отложение добавочного суберина в более старых клетках, за исключением «пропускных» клеток: 1 – поясок Каспари, видимый на поперечном разрезе, в световом микроскопе выглядит как «пятнышко»; 2 – молодые клетки; 3 – старые клетки; 4 – пропускная клетка; 5 – добавочный суберин; 6 – поясок Каспари охватывает всю клетку; 7 – добавочное вторичное утолщение из суберина; 8 – пропускная клетка без добавочных утолщений; 9 – трехмерное изображение клеток эндодермы (молодая клетка); 10 – трехмерное изображение трех соседних клеток эндодермы (старые клетки слева и справа, в центре молодая пропускная клетка); 11 – передвижение воды и растворенных веществ, например минеральных солей (по Н. Грину и соавт.)*

В корне активно синтезируются многие органические вещества, которые необходимы растению, в частности аминокислоты (подробнее об этом будет рассказано ниже). Корень заякоривает в земле и удерживает на поверхности надземную часть растения, которая зачастую имеет громадную массу. Это чрезвычайно важно для деревьев с их мощными стволами.

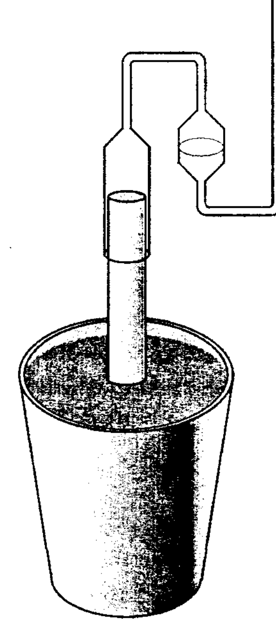


Рис. 94. *Измерение корневого давления с помощью ртутного манометра*

Корень активно взаимодействует с различными почвенными организмами, в частности с грибами. Несмотря на то что такое сотрудничество иногда приводит к угнетению растения или, напротив, растение может переваривать гифы гриба, взаимоотношения между растением и грибом принято считать обоюдовыгодными, т. е. симбиозом. Ассоциация корня растения с грибом получила название *микоризы* (*греч.* mykes – гриб и rhiza – корень, т. е. «грибокорень»). Она встречается у громадного большинства семенных растений, отсутствуя лишь у водных и паразитических растений, а также некоторых других (гречишных, осоковых, крестоцветных). Микориза неодинаково влияет на различные группы растений. Многие лесные деревья, будучи зараженными микоризой, развиваются гораздо лучше, чем без нее. Другие, в частности береза, в благоприятных условиях прекрасно растут и без микоризы. В то же время существуют растения, которые вообще не могут обходиться без сожительства с грибом, особенно это относится к орхидным. В тропических лесах большую часть минеральных веществ растения получают от микоризного гриба, живущего на детрите.

Выделяют два типа микоризы – эктомикоризу и эндомикоризу. *Эктомикориза* (*эктотрофная микориза*) широко распространена среди древесных растений средней полосы, в частности у хвойных, березы, бука, дуба, ивы, некоторых кустарников и трав. В этом случае гифы гриба плотным чехлом окутывают молодые корни, образуя *гифовую мантию* (рис. 95). Гифы по межклетникам могут проникать в ткани корня, но не входят в живые клетки. Гриб выделяет гормоны, что приводит к ветвлению и утолщению молодых корней, причем у них исчезают корневые волоски. Эктомикоризу обычно вызывают грибы, которые относятся к отделу Basidiomycota, хотя нередко в этом участвуют несколько видов. В результате такого сотрудничества

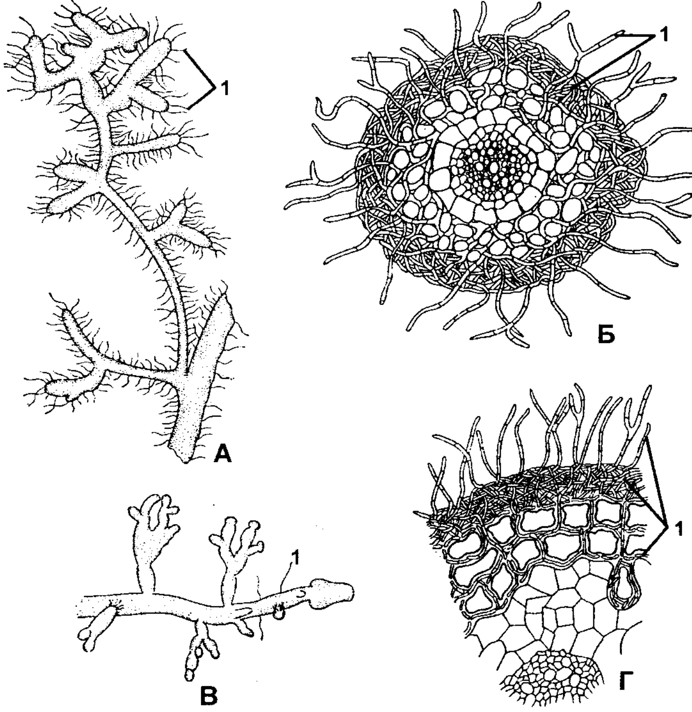


Рис. 95. *Эктотрофная микориза:*
А, Б – дуба (Quercus); В, Г – сосны (Pinus); 1 – гифы гриба (по В.Х. Тутаюк, с изменениями и дополнениями)

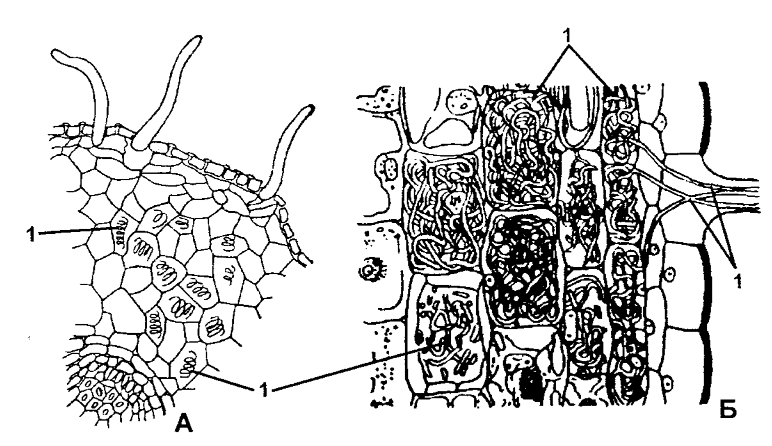


Рис. 96. *Эндотрофная микориза:*
А – лоха узколистного (Elaeagnus anfustifolia); Б – ятрышника (Orchis maculata); 1 – гифы гриба (по В.Х. Тутаюк, В.Г. Хржановскому и соавт., с изменениями и дополнениями)

растение получает от гриба воду и минеральные вещества, а гриб – углеводы и некоторые другие органические соединения, которые он, будучи гетеротрофом, не способен синтезировать самостоятельно. Кроме того, гриб способен расщеплять некоторые органические соединения почвы, не доступные для растений, и передавать их корню. Также гриб и растение взаимно обмениваются аминокислотами.

Эндомикориза (*эндотрофная микориза*) встречается гораздо чаще и развивается несколько иначе: гифы не образуют чехол вокруг корня, но проникают глубоко в кору корня, причем, в отличие от эктомикоризы, внедряются в живые клетки паренхимы (рис. 96). Там гифы образуют клубки, которые впоследствии клетка переваривает. Эндомикориза характерна для большинства покрытосеменных растений.

Наряду с грибами, некоторые растения вступают в симбиотические отношения с азотфиксирующими бактериями, хотя это явление встречается гораздо реже, чем микориза.

Азот содержится во многих органических соединениях, поэтому все живые организмы нуждаются

в регулярном поступлении его извне. Несмотря на то что большая часть атмосферы состоит из азота, его дефицит встречается повсеместно. Это происходит потому, что в молекуле азота атомы связаны между собой очень прочными ковалентными связями, которые весьма трудно разорвать. Поэтому молекулярный азот совершенно не доступен для эукариотических организмов, и они нуждаются в более доступных его соединениях. Некоторые же прокариоты благодаря наличию у них особого nif-гена (контролирующего синтез фермента нитрогеназы) обладают способностью фиксировать атмосферный азот (более подробно об этом рассказано в разделе, посвященном метаболическим процессам в микробной клетке). Такие микроорганизмы обладают различной степенью свободы, в связи с чем их делят на *свободноживущие* и *симбиотические*. К первой группе относят, в частности, анаэробные бактерии клостридии (Clostridium) и аэробные – азотобактер (Azotobacter), которые обитают в почве. Отдельные фотосинтезирующие бактерии и синезеленые водоросли (которые тоже являются прокариотами) сопрягают процесс азотфиксации с фотосинтезом.

Из симбиотических азотфиксирующих бактерий наиболее известны представители рода ризобиум (Rhizobium) (*греч.* rhiza – корень и bios – жизнь – в их названии очень уместно сочетаются слова «корень» и «жизнь», т.е. жизнь на корне). Они образуют клубеньки на корнях бобовых, в связи с чем их еще называют клубеньковыми бактериями (рис. 97). Такое сожительство

Рис. 97. *Клубеньки на корнях люпина (Lupinus polyphyllus), общий вид корневой системы: 1 – клубеньки (по В. Г. Хржановскому и соавт.)*

оказывается чрезвычайно полезным для обоих симбионтов, при котором гетеротрофные бактерии получают от растения необходимые им органические вещества, а сами фиксируют атмосферный азот и передают его корню в виде легкоусвояемых для растения соединений.

Клубеньковые бактерии рода Rhizobium избирательно инфицируют только представителей семейства бобовых, причем одни из них заражают только определенный вид, другие сразу несколько. Для этих бактерий свойственно удивительное морфологическое разнообразие. Среди них встречаются палочковидные, овальные, кокковидные формы. Они могут быть подвижными или неподвижными.

Процесс заражения корня бактериями изучен еще недостаточно и в общих чертах выглядит следующим образом. Бактерии проникают в корень через покрытую корневыми волосками зону всасывания (рис. 98). Реакцию узнавания обеспечивает белок *лектин*, который располагается на поверхности клеток ризодермы и бактерий.

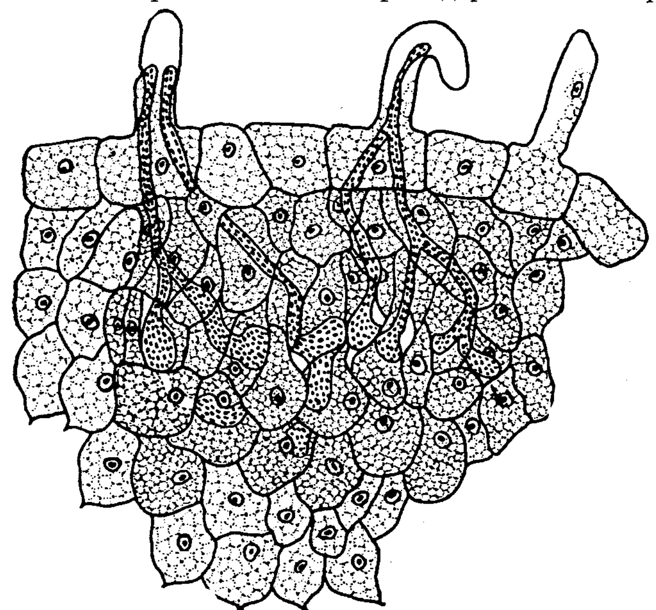


Рис. 98. *Схема возникновения инфекционных нитей: в неискривленном корневом волоске видны две инфекционные нити, в искривленном – одна разветвляющаяся (по Ф. Бибердорфу)*

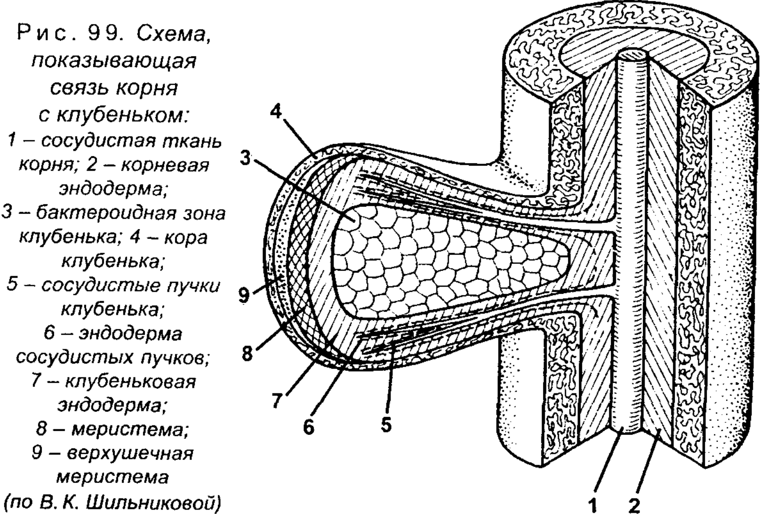
Несмотря на то что в ткань корня могут проникать отдельные бактерии, принципиально важным фактором является плотность жизнеспособных микроорганизмов в прикорневой зоне. Полагают, что для нормального заражения необходимо 500 – 1000 бактерий у растений с мелкими семенами и, по меньшей мере, 70 000 у растений с крупными семенами. Кроме того, на процесс существенно влияют факторы окружающей среды. Оптимальной влажностью считается 60 – 70% максимальной влагоемкости почвы, уменьшение влажности приводит к прекращению размножения клубеньковых бактерий и делает их неактивными. Те же клубеньки, которые уже сформировались, отмирают. Переувлажнение приводит к ухудшению аэрации, что также подавляет размножение бактерий. Минимальная температура, при которой происходит формирование клубеньков, может быть очень невысокой, но при этом фиксация азота не осуществляется. Этот процесс начинается с 10°С выше нуля, достигает своего максимума при 25°С и тормозится при температурах выше 30°С. Заражению также препятствует высокое содержание соединений азота в окружающей корень почве.

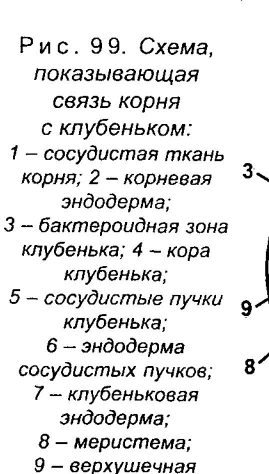
Первоначально бактерии размножаются на поверхности корня, причем необходимые для жизнедеятельности вещества они получают из выделений корня, а также из погибших клеток корневого чехлика и корневых волосков. Бактерии могут внедряться в ткань корня через повреждения на поверхности органа, но основным путем проникновения служат корневые волоски. Клубеньковые бактерии перерабатывают триптофан, который выделяется корневыми волосками, в фитогормон гетероауксин, что приводит к искривлению корневых волосков. Несмотря на отсутствие нужных ферментов, бактерии размягчают стенки волосков, делая их более проницаемыми и в итоге внедряются внутрь корневого волоска. Проникать могут как одиночные клетки (у люпина), так и целые группы. Интересно, что, хотя деформируются многие волоски, заражению подвергаются лишь немногие из них (в среднем 0,6 – 3,2% их общего числа). После проникновения бактериальные клетки начинают активно

размножаться, что приводит к образованию колонии, которая в виде нитей пронизывает ткани корня. Такие колонии получили название *инфекционных нитей* и состоят *из бактероидов* – бактериальных клеток, имеющих очень разнообразную форму (сферическую, грушевидную или разветвленную), причем их объем превышает исходную бактериальную клетку приблизительно в 10 – 40 раз.

Формирование корневых клубеньков осуществляется двумя способами – эндогенно и экзогенно. При *эндогенном* способе клубеньки образуются из перицикла, при *экзогенном* – из паренхимы первичной коры молодого корня. В природе чаще встречается экзогенный тип.

Вначале под влиянием веществ, которые выделяют инфекционные нити, усиленно делятся клетки, расположенные на расстоянии 2 – 3 клеточных слоев от нитей, в результате формируется вторичная меристема. Это приводит к образованию *первичного клубенька*, в клетках которого бактерии еще отсутствуют. В это время инфекционные нити все глубже проникают в ткани корня, причем они распространяются как по межклетникам (интерцеллюлярно), так и проходя сквозь клетки (интрацеллюлярно). Многократно разветвляясь, нити часто образуют причудливые фигуры.




Рис. 99. *Схема, показывающая связь корня с клубеньком: 1 – сосудистая ткань корня; 2 – корневая эндодерма; 3 – бактероидная зона клубенька; 4 – кора клубенька; 5 – сосудистые пучки клубенька; 6 – эндодерма сосудистых пучков; 7 – клубеньковая эндодерма; 8 – меристема; 9 – верхушечная меристема (по В. К. Шильниковой)*

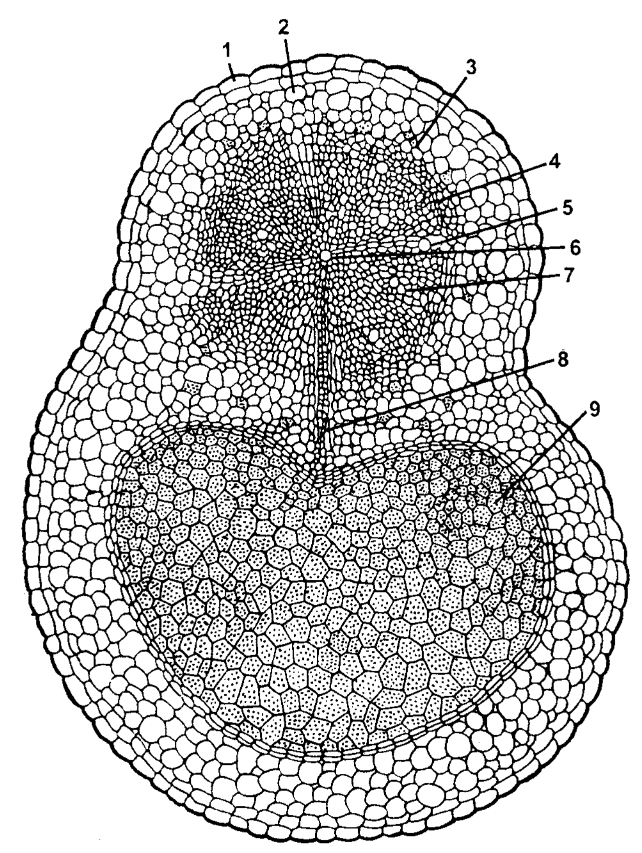


Рис. 100. *Поперечный разрез корня с клубеньком у люпина (Lupinus polyphyllus):*
1 – покровная ткань; 2 – паренхима вторичной коры; 3 – флоэма; 4 – меристема (камбий); 5 – радиальный луч; 6 – первичная ксилема; 7 – вторичная ксилема; 8 – приводящая ткань; 9 – бактероидная ткань (зона) (по В. Г. Хржановскому и соавт.)

Следующим этапом является выход бактерий из инфекционных нитей в цитоплазму растительных клеток. Здесь бактерии активно размножаются и заполняют значительную часть объема цитоплазмы клетки-хозяина, не проникая при этом в ядро и вакуоли. Присутствие микроорганизмов стимулирует митотические деления, причем не только инфицированных клеток, но и клеток, расположенных поблизости. Как только растительная клетка почти полностью наполнится бактериями, она перестает делиться, но сильно увеличивается, превосходя в размерах обычную клетку в несколько раз. В итоге образуется бактероидная ткань, состоящая из зараженных и незараженных клеток. Следует отметить, что, несмотря на название, в бактероидной ткани присутствуют не бактероиды, а вполне типичные бактерии. Этот процесс довольно длителен, особенно у многолетних растений. После этого молодой клубенек увеличивает свои размеры, поверхностный слой его клеток образует эндодерму клубенька (рис. 99, 100). Сам он округляется и по мере роста разрывает покровную ткань корня.

В зрелом клубеньке выделяют четыре зоны: *кора*, *меристема*, *бактероидная ткань* и *проводящие элементы*, которые обеспечивают связь корневого клубенька со всем растением и осуществляют взаимный обмен веществами.

Непосредственно фиксация азота катализируется ферментом *нитрогеназой*, который содержит железо и молибден. Активность генов, управляющих синтезом этого фермента, подавляется аммиаком или другими соединениями азота, содержащимися в окружающей среде, что в агрономической практике приводит к некоторым трудностям. Нитрогеназа дестабилизирует молекулу азота, после чего ферредоксин восстанавливает ее до аммиака. Эти реакции нуждаются в энергии, которую поставляет растительный организм в виде АТР (об источнике этого соединения подробно рассказано в разделах, посвященных основным реакциям тканевого обмена и фотосинтезу). Все реакции фиксации азота блокируются даже небольшими концентрациями кислорода, но растительные клетки являются аэробами и присутствующий в них кислород мигрирует внутрь азотфиксирующих бактерий. Однако у них присутствует красноватый пигмент – *леггемоглобин* (*легоглобин*), который по аналогии с гемоглобином животных способен временно связываться с кислородом, отделяя тем самым его от нитрогеназы. Из-за своей токсичности образовавшийся

в результате фиксации молекулярного азота аммиак не накапливается в растительной клетке, а вступает в реакцию с кетоглутаровой кислотой и образует глутаминовую кислоту, та, в свою очередь, подвергаясь реакциям переаминирования, является источником других аминокислот, которые идут на построение необходимых белков.

Продолжительность функционирования клубеньков у различных растений неодинакова. У многолетников они живут в течение нескольких лет, периодически меняя активность – функционируют в течение вегетационного периода и частично деградируют в период зимнего покоя. У однолетних бобовых клубеньки функционируют относительно недолго и с момента начала цветения постепенно отмирают. Этот процесс можно на время приостановить, если искусственно на ранних этапах удалить цветы. При этом часть бактерий отмирает, но некоторые трансформируются в мелкие кокковидные артроспоры, и в таком состоянии они мигрируют в окружающую среду.

Азотфиксирующие бактерии снабжают легкодоступными соединениями азота не только растение-хозяина, но и в последующем значительно обогащают ими почву (так, например, люцерна может за год накопить до 600 кг N/га, поэтому бобовые часто используют с этой целью в севообороте).

Бобовые являются наиболее известными, но далеко не единственными растениями, способными вступать в симбиотические взаимоотношения с фиксирующими азот прокариотами. Корневые клубеньки образуются на корнях некоторых голосеменных, например саговников, гинкговых и хвойных, хотя природа инфекции исследована не до конца. Растущая в тропиках трава Digitaria вступает в слабую ассоциацию с азотфиксирующими бактериями из рода Spirillum, бактерии здесь не образуют клубеньков, но располагаются в непосредственной близости от корней и взаимообмениваются с ними веществами. В симбиоз с микроорганизмами вступают около двухсот высших растений из различных

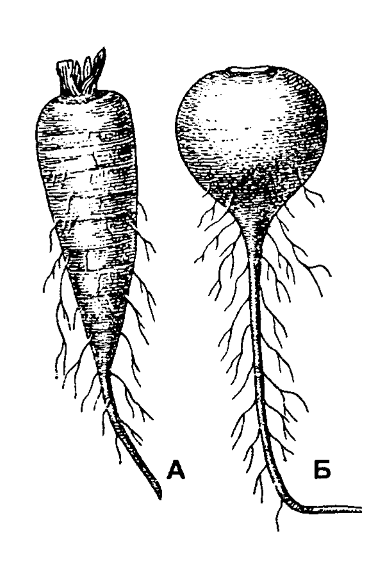


Рис. 101. *Корнеплоды: А – моркови; Б – редьки (по В. Х. Тутаюк)*

семейств, в частности ольха, облепиха, толокнянка, некоторые злаки. У многих растений клубеньки образуются не на корнях, а на листьях, но это будет обсуждаться позднее.

Часто из-за функциональной специализации корни подвергаются метаморфозам, которые могут быть весьма разнообразными, в связи с чем их делят на несколько типов: *запасающие*, *втягивающиеся* (*контрактильные*), *корни-присоски* (*гаустории*), *дыхательные* (*пневматофоры*), *ходульные*, *досковидные корни*, а также *корневые отпрыски*.

Запасающие корни содержат большое количество паренхимы, в живых клетках которой накапливаются необходимые вещества. Паренхима может находиться в различных местах – коре, ксилеме или сердцевине. У многих двулетних образуется сложная структура – *корнеплод* (рис. 101). В его формировании, наряду с корнем, принимает участие стебель, причем доля участия этих органов у разных растений варьирует. Например, у репы или свеклы корнеплод, в основном, образован стеблем, на корень приходится лишь его самая нижняя часть. Напротив, у моркови, за исключением верхней части, корнеплод состоит из корня.

При утолщении боковых или придаточных корней образуются *корневые клубни*, например у георгина (рис. 102), батата, чистяка и др.

У орхидей корни снаружи покрыты *веламеном*, который образован несколькими слоями крупных мертвых клеток, имеющих сетчатые или спиральные утолщения оболочек, что предотвращает их смятие (рис. 103). Пустые клетки веламена образуют капилляры, по которым

Рис. 102. *Корневые клубни георгина (по В.Х. Тутаюк)*

Рис. 103. *Корни орхидных:*
А – поперечный разрез: 1 – веламен; 2 – экзодерма; 3 – коровая паренхима; 4 – ксилема; 5 – флоэма; 6 – паренхима центрального цилиндра, стенки клеток утолщены и одревеснели; Б – воздушные корни; В – мясистые корни (по В.Х. Тутаюк)

вода может всасываться и по мере необходимости временно там запасаться.

Втягивающиеся (контрактильные) корни имеются у многих луковичных, клубнелуковичных и корневищных растений (гладиолуса, крокуса и др.). Такие корни находятся среди обычных, они способны, сокращая свою длину, тянуть за собой луковицу или корневище и тем самым погружают ее глубже в почву. После этого на поверхности втягивающихся корней становятся заметны поперечные морщины, из-за чего они заметно выделяются среди обыкновенных корней.

Корни-присоски (гаустории, *лат.* haustor – черпающий, пьющий, глотающий) имеют паразитические растения (например, из семейства гидноровых). Они служат для проникновения в тело растения-хозяина, откуда высасывают необходимые для паразита вещества.

Дыхательные корни (пневматофоры) присутствуют у древесных тропических растений, которые обитают на заболоченных морских побережьях, в частности у мангровых. Аэрация корней у них затруднена, поэтому часть боковых подземных корней, проявляя отрицательный геотропизм, растут вверх и поднимаются над почвой (вернее, над водой – рис. 104). Для дыхательных корней характерны многочисленные чечевички и сильно развитая



Рис. 104. *Пневматофоры у соннератии (Sonneratia sp.) на острове Ява (по А.Л. Тахтаджяну)*

система межклетников, которые обеспечивают газообмен между растением и атмосферным воздухом.

Ходульные корни служат своеобразной опорой для тропических деревьев, растущих на заболоченных почвах или в полосе прилива. Эти корни по происхождению являются придаточными, они растут от стволов на уровне воды, идут вниз и прочно укрепляют дерево в зыбком иле (рис. 105). Ходульные корни также характерны для мангровых, но особенно выделяются у баньяна, одно дерево которого, постепенно разрастаясь вширь, может занять площадь в несколько сотен квадратных метров.

Досковидные корни характерны для наиболее крупных деревьев, растущих в дождевых тропических лесах. Они представляют собой боковые корни, которые отходят от дерева у самой поверхности почвы (рис. 106). Первоначально эти корни имеют округлое сечение, но последующий затем односторонний вторичный



Рис. 105. *Ходульные корни у пандауса (Pandaus sp.) в Богорском ботаническом саду на Яве (по А. Л. Тахтаджяну)*



Рис. 106. *Досковидные корни у канариума огромного (Canarium decimanum) в Богорском ботаническом саду на Яве (по А. Л. Тахтаджяну)*

рост верхней части придает им доскообразную форму. Высота старых корней может достигать нескольких метров. У таких деревьев, как правило, отсутствует главный (стержневой) корень и вся корневая система распространяется в почве до пятидесятисантиметровой глубины. Гораздо менее выраженные досковидные корни можно встретить и у некоторых деревьев, растущих в умеренном климате, например у тополя, вяза или бука.

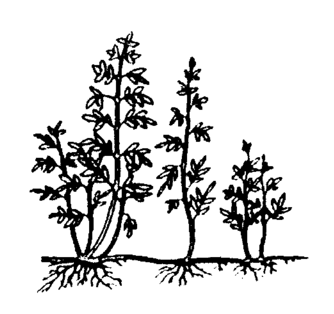


Рис. 107. *Корневые отпрыски (по В.А. Корчагиной)*

Корневые отпрыски служат для вегетативного размножения. Они развиваются в надземные побеги из образующихся на корнях придаточных почек (рис. 107). Корневые отпрыски встречаются, как правило, у многолетних растений (сирени, сливы, осины, вьюнка, осота и др.).

ПОБЕГ

Как и корень, побег относится к числу главных вегетативных органов растения. Оба эти органа образовались в результате поляризации первоначально недифференцированного тела у первых наземных растений. Напомним, что нижний полюс дал начало ризомоидам, которые впоследствии дифференцировались в корни. Верхний полюс был образован веточками, которые многократно дихотомически делились. Концевые веточки называются *теломами*, а веточки, расположенные между точками ветвления, – *мезомами* (см. рис. 80).

Поскольку побег является осевым органом, у него присутствует апикальная меристема, которая обеспечивает неограниченное нарастание в длину. Такой рост сопровождается более или менее регулярным ветвлением побега, что приводит к формированию системы побегов. Для растений ветвление имеет колоссальное значение, поскольку позволяет многократно увеличить фотосинтетическую

поверхность и обеспечить организм органическими веществами. У различных групп растений наблюдается несколько типов ветвления: *дихотомическое, моноподиальное, симподиальное* (рис. 108).

Дихотомическое (*греч.* dicha – надвое и tome – сечение, рассечение, разрезание), или *вильчатое,* ветвление имело место у давно вымерших высших растений. В настоящее время такое ветвление наблюдается у наиболее примитивных форм папоротниковидных и плауновидных. Его принцип заключается в повторяющемся через определенные интервалы разделении надвое верхушечной точки роста. При этом каждая из них дает начало новому побегу. Если каждый из них развивается одинаково, такую дихотомию называют равной, или *изотомией* (*греч.* isos – равный и tome – сечение, рассечение). Если преимущественно развивается одна из ветвей, дихотомия называется неравной, или *анизотомией.* При крайней выраженности анизотомии разница между дочерними побегами заметна настолько, что прослеживается ось, которая, правда, находится не в выпрямленном, а в зигзагообразном состоянии. Этот тип называется *дихоподием,* он встречается у многих папоротникообразных.

Моноподиальное (*греч.* monos – один, единый; podos – нога, здесь – ось) *ветвление,* или *моноподий,* характеризуется полным выпрямлением оси. При этом типе верхушечный рост происходит непрерывно, боковые же ветви закладываются под апексом. У них также наблюдается непрерывный верхушечный рост и моноподиальное ветвление, при котором последовательно происходит образование боковых ветвей третьего, четвертого и последующих порядков, но скорость роста отходящих ветвей заметно уступает росту основной оси. Моноподиальное ветвление широко распространено среди хвойных (ель, сосна, кипарис и др.).

Симподиальное (*греч.* sym – вместе) *ветвление,* или *симподий,* эволюционно происходит от моноподиального. В этом случае главная ветвь развивается относительно недолго, а затем или погибает, или ее перевешивает образующаяся под верхушкой боковая ветвь,

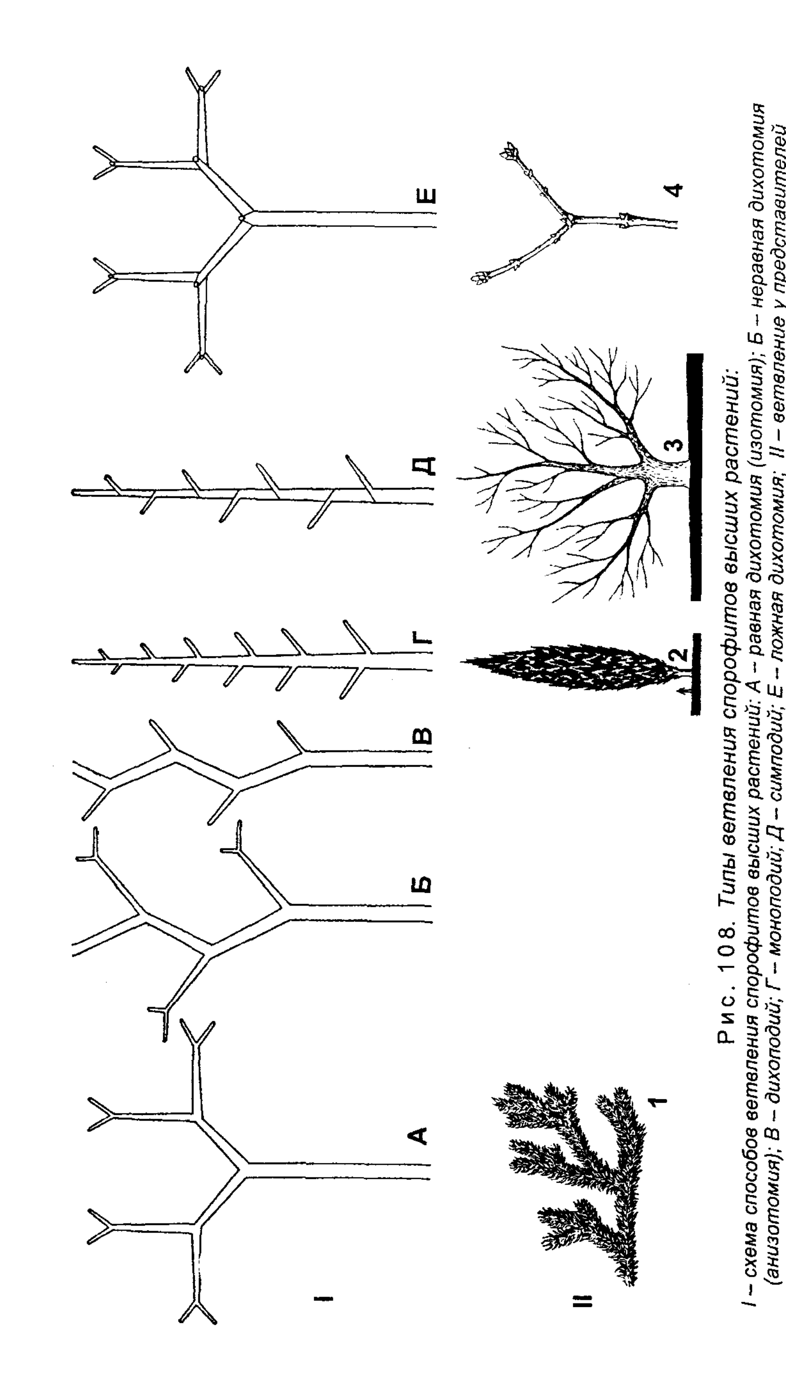


Рис. 108. *Типы ветвления спорофитов высших растений:*

I – схема способов ветвления спорофитов высших растений: А – равная дихотомия (изотомия); Б – неравная дихотомия (анизотомия); В – дихоподий; Г – моноподий; Д – симподий; Е – ложная дихотомия; II – ветвление у представителей различных групп высших растений: 1 – плаун; 2 – кипарис; 3 – яблоня; 4 – сирень (по А. Л. Тахтаджяну, с изменениями и дополнениями)

которая после этого становится главной, но опять же лишь на время, пока ее не перевершинит другая боковая ветвь. В итоге формируется ось, состоящая из последовательно развившихся боковых ветвей. Такой тип ветвления характерен для цветковых растений и особенно четко выражен у древесных форм.

Образовавшиеся в результате ветвления боковые ветви в зависимости от расположения на побеге часто развиваются не одинаково, в связи с чем различают три морфологических типа.

Акротония (*греч.* akros – самый высокий и tonos – напряжение) имеет место в том случае, когда наиболее мощные ветви располагаются вблизи верхушки. Это часто наблюдается у деревьев (например, у сосны), у них самые развитые почки располагаются недалеко от апекса.

Базитония (*греч.* basis – основание) характеризуется расположением самых крупных и мощных ветвей в нижней части растения, в области основания главного побега. Такой тип характерен для кустарников. *Мезотония* наблюдается при сосредоточении самых мощных ветвей в средней части главного побега.

Некоторые растения не ветвятся, но при этом сохраняют верхушечный рост (рис. 109).

В зависимости от выполняемой функции различают побеги вегетативные и генеративные. *Вегетативные* побеги выполняют функцию воздушного питания и обеспечивают синтез органических веществ из неорганических. В *генеративных* побегах фотосинтез чаще всего не происходит, зато там образуются спорангии, задача которых сводится к обеспечению размножения растения (к таким побегам относят и цветок).

Вегетативный побег включает в себя *стебель*, представляющий собой ось побега; *листья*, которые являются уплощенными боковыми органами побега; а также *почки*, являющиеся зачатками молодых побегов, они обеспечивают нарастание побега и его ветвление. Для побега характерна *метамерность* (*греч.* meta – пере, после и meros – часть, доля), т. е. чередование одинаковых

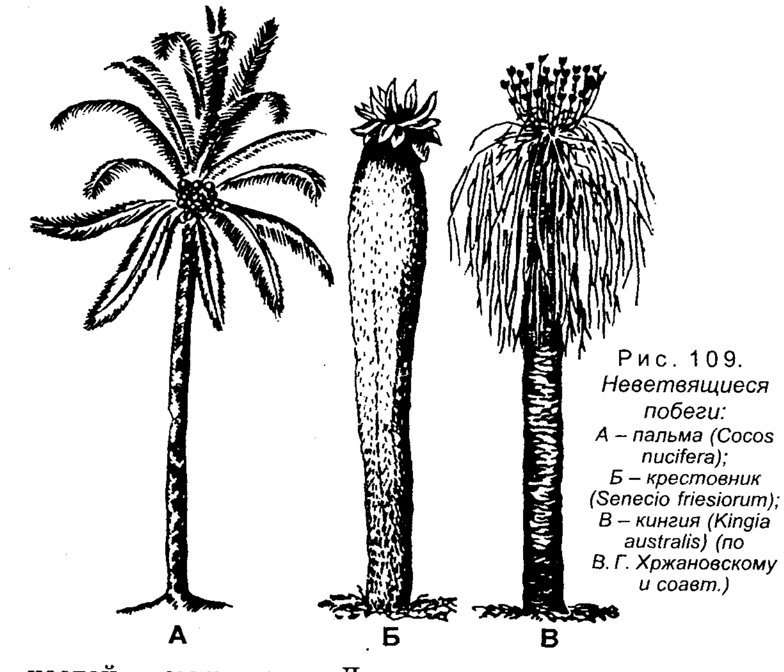


Рис. 109. *Неветвящиеся побеги:* *А – пальма (Cocos nucifera); Б – крестовник (Senecio friesiorum); В – кингия (Kingia australis) (по В. Г. Хржановскому и соавт.)*

частей – *метамеров*. Листья располагаются на стебле в определенном порядке, в соответствии с типом листорасположения, а участок стебля на уровне отхождения листа называется *узлом*. Если основание листа полностью окружает стебель, узел называется закрытым, в противном случае – открытым. Промежутки стебля между соседними узлами называются *междоузлиями*. *Метамером* называют отрезок побега, который включает в себя узел,

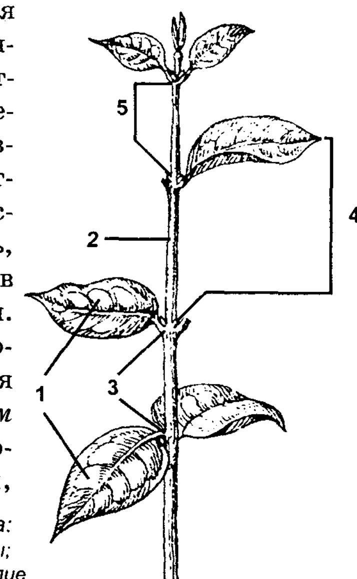


Рис. 110. *Строение побега:* *1 – листья; 2 – стебель; 3 – узлы; 4 – метамер побега; 5 – междоузлие (по В. Х. Тутаюк, с изменениями и дополнениями)*

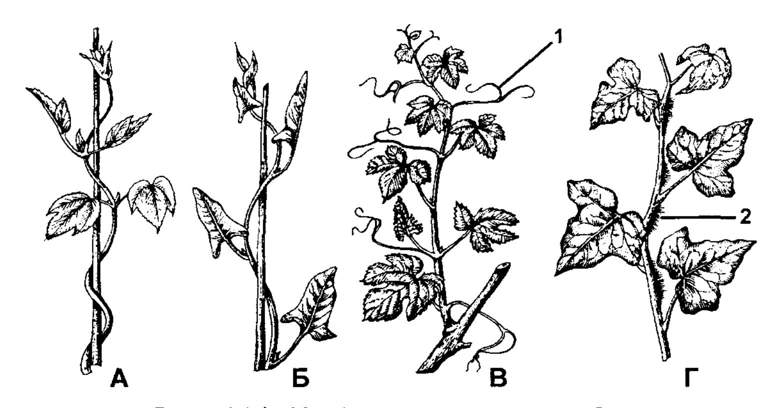


Рис. 111. *Морфологические типы побегов:*
А – хмель (Humulus lupulus), вьется по часовой стрелке;
Б – вьюнок (Convolvulus arvensis), вьется против часовой стрелки;
В – виноград (Vitis vinifera), лазящий при помощи усов;
Г – плющ (Hedera helix), лазящий при помощи корней-прицепок;
1 – усы; 2 – корни-прицепки (по В.Х. Тутаюк)

с находящимся под ним междоузлием, а также расположенные на этом отрезке листья и почки (рис. 110).

В зависимости от механических качеств стебля различают несколько морфологических типов побегов: *прямостоячие*, *приподнимающиеся*, *восходящие*, *лазящие*, *вьющиеся* (*лианы*), *ползучие* и *лежачие* (рис. 111, 112, 113).

СТЕБЕЛЬ

Функционально стебель служит опорой для фотосинтезирующих органов (листьев), а также обеспечивает транспортную связь между ними и корнем. Кроме главных функций, стебель может выполнять и некоторые дополнительные, в частности клетки паренхимы молодых стеблей в большом количестве содержат хлоропласты и активно участвуют в фотосинтезе. В стеблях многолетних растений часто откладываются запасные питательные вещества, а у суккулентов (*греч.* succulentus – сочный) – вода (например, у кактусов). Длина стебля напрямую зависит от длины междоузлий. У коротких стеблей узлы настолько приближены друг к другу, что междоузлия могут быть практически неразличимы.

Рис. 112. *Морфологические типы побегов:*
А – соломина у злаков; Б – прямостоячий у платана восточного (Platanus orientalis); В – приподнимающийся у чабреца кавказского (Thymus caucasicus); Г – укороченный побег-розетка у одуванчика лекарственного (Taraxacum officinalis):
1 – цветонос; 2 – лист (по В.Х. Тутаюк, с изменениями)

Рис. 113. *Ползучие и лежачие побеги:*
А – ежевика иберийская (Rubus ibericus); Б – арбуз обыкновенный (Citrullus vulgaris); В – земляника лесная (Fragaria vesca) (по В. Х. Тутаюк)

Чаще всего стебель обладает радиальной симметрией. Форма его обычно цилиндрическая, часто граненая, а некоторые растения обладают совершенно сплющенными стеблями.

Анатомическое строение стебля достаточно сложно, и для правильного понимания необходимо прежде рассмотреть развитие дифференцированных тканей из меристем.

Поскольку стебель является осевым органом, он обладает верхушечным ростом и, следовательно, апикальной меристемой. Необходимо отметить, что на вегетативном апексе закладываются клеточные структуры, которые затем войдут в состав не только стебля, но и остальных органов побега (листьев и почек). Апекс

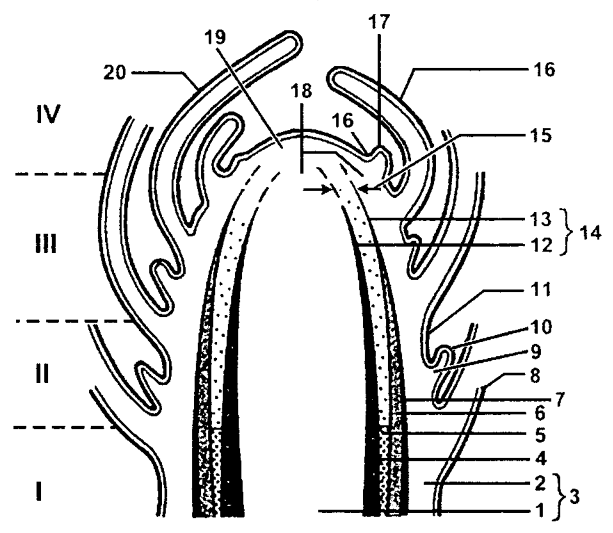


Рис. 114. *Схема верхушки побега двудольного растения (в продольном разрезе). Для простоты проводящие ткани, идущие в листья и почки, не показаны:*
I – постоянные ткани; II – зона дифференцировки клеток; III – зона деления и роста клеток; IV – зона клеточного деления; 1 – сердцевина; 2 – кора; 3 – паренхима; 4 – ксилема; 5 – камбий; 6 – флоэма; 7 – склеренхима; 8 – эпидерма; 9 – узел; 10 – пазушная почка; 11 – междоузлие (участок между двумя узлами); 12 – протоксилема; 13 – протофлоэма; 14 – зачатки проводящих тканей; 15 – прокамбий → первичные проводящие ткани (протоксилема и протофлоэма); 16 – протодерма → эпидерма; 17 – листовой примордий, образующийся в узле; 18 – основная меристема → → основные ткани (сердцевина и кора); 19 – апикальная меристема; 20 – лист (по Н. Грину и соавт., с изменениями)

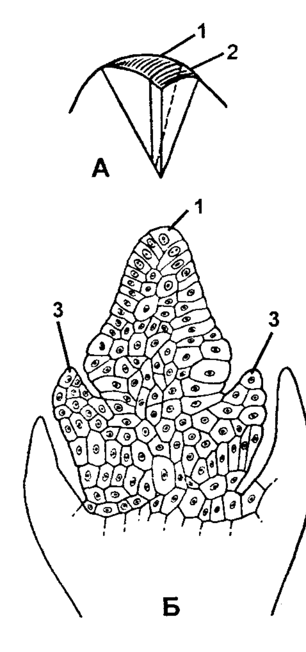


Рис. 115. *Конус нарастания в побегах хвоща:*
А – апикальная меристема с единственной апикальной инициальной клеткой; Б – конус нарастания в стеблях хвоща; 1 – апикальная клетка; 2 – производные апикальной клетки; 3 – листовые примордии (А – по Эзау; Б – по Фостеру и Джифорду)

побега существенно отличается от гладкого апекса корня тем, что у него через определенные промежутки времени на поверхности закладываются в виде небольших валиков зачатки листьев – *листовые примордии* (*лат.* primordialis – первоначальный) (рис. 114, 115-Б). Промежуток времени, который необходим для закладки последующего листового зачатка, называется *пластохрон* (*греч.* plastos – вылепленный и chronos – время), его величина широко варьирует у различных растений, а также зависит от периода вегетации. На верхушке апекса находится конус нарастания, его форма у разных растений может быть представлена в виде узкого конуса, округлая, плоская или даже вогнутая. Средний поперечник составляет около 300 мкм.

В конусе нарастания находятся постоянно делящиеся инициальные клетки. У папоротникообразных количество их невелико – одна или несколько. Такие клетки имеют грани, по которым последовательно осуществляются деления (рис. 115-А). После каждого деления одна дочерняя клетка остается стволовой, а вторая, периодически делясь, приступает к дифференцировке.

У голосеменных растений инициалей много, они образуют поверхностный и глубокий слои. Клетки поверхностного слоя быстро делятся в плоскости, перпендикулярной поверхности апекса. Под ними лежат крупные и редко делящиеся *центральные материнские клетки.* Еще ниже находятся клетки, из которых формируется *стержневая,* или *колончатая, меристема,* названная так потому, что образует вертикальные тяжи клеток, простирающиеся вдоль всего стебля. За счет стержневой меристемы происходит удлинение междоузлий, из нее впоследствии образуется сердцевина стебля. Наиболее часто делящиеся клетки находятся в области заложения очередного листового зачатка. Там располагается *периферическая,* или *фланговая, меристема.*

У покрытосеменных клеточные слои в апексе выражены еще в большей степени. На поверхности располагаются два-три слоя клеток, которые при делении не смещаются внутрь, а обеспечивают поверхностный рост апекса. Они образуют *тунику,* под которой расположены клетки *корпуса,* обеспечивающие объемный рост апекса, поскольку они делятся во всех направлениях. Скорость деления этих клеток изменяется периодически и резко возрастает при закладке очередного листового примордия.

Клетки, происходящие из туники, дают начало специализированной меристеме – *протодерме,* из нее впоследствии развивается эпидерма листа и стебля. Из глубже лежащей меристемы образуется *прокамбий,* его клетки дифференцируются в элементы проводящей системы. Между протодермой (*греч.* protos – первый и derma – кожа) и прокамбием располагается *основная меристема,* из которой формируется паренхима первичной коры и первичные механические ткани.

Образование прокамбия связано с закладкой листового зачатка. Возникая у его основания, прокамбий затем простирается как по направлению к верхушке примордия, так и по направлению к корню. Здесь же начинают развиваться элементы проводящей системы. Вначале формируется флоэма. Она закладывается экзархно, т. е. ее первые элементы – протофлоэма – образуются из прокамбия ближе к первичной коре, а более зрелые элементы – метафлоэма – ближе к центру стебля (иначе говоря, флоэма развивается центростремительно). Несколько позже флоэмы приступает к развитию ксилема. Она, напротив, закладывается эндархно и развивается в центробежном направлении, т. е. способная растягиваться

протоксилема, клетки которой имеют спиральные и кольчатые вторичные утолщения оболочек, закладывается на внутренней стороне пучка прокамбия, а более зрелая метаксилема образуется снаружи от протоксилемы. Элементы метаксилемы не способны растягиваться, поэтому они появляются, когда продольный рост стебля уже завершен, для них характерны точечные, лестничные и сетчатые типы вторичного утолщения оболочек.

Молодой стебель имеет строение, в принципе сходное со строением молодого корня (рис. 116). Снаружи он покрыт эпидермой, причем, в отличие от эпидермы, покрывающей корень, здесь присутствуют устьица. Под эпидермой располагается первичная кора. В ее состав входят довольно много различно специализированных клеток. Непосредственно под прозрачной эпидермой

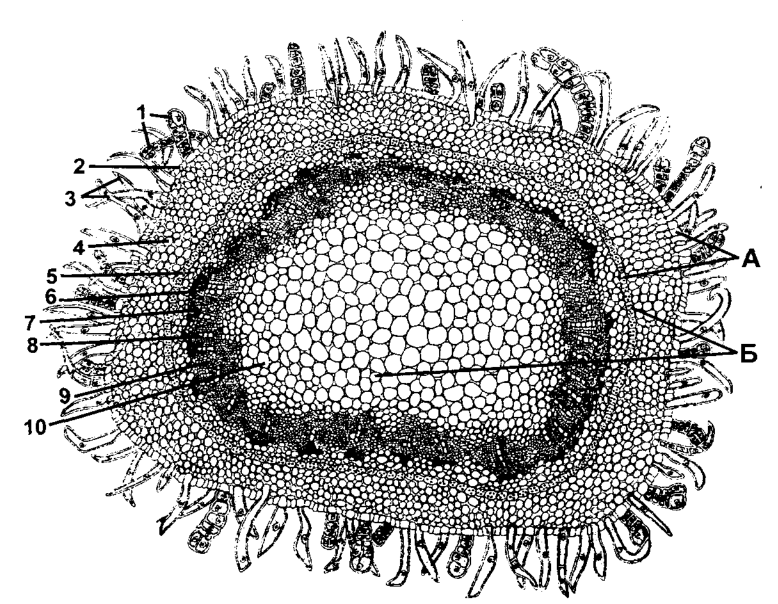


Рис. 116. *Первичное строение стебля хурмы японской (Dyospyros kaki):*
А – первичная кора; Б – центральный цилиндр; 1 – железистые волоски; 2 – эпидерма; 3 – простые волоски; 4 – коровая паренхима; 5 – крахмалоносное влагалище; 6 – флоэма; 7 – только что сформировавшийся камбий; 8 – ксилема; 9 – только что сформировавшиеся сердцевинные лучи; 10 – сердцевина (по В. Х. Тутаюк)

залегает хлоренхима, глубже лежат клетки неспециализированной паренхимы. Среди паренхиматозных клеток присутствуют механические ткани – колленхима и склеренхима, их клетки могут располагаться поодиночке или группами, образуя тяжи. Часто в первичной коре можно обнаружить более или менее разбросанные группы клеток, выполняющие выделительную функцию (напомним, что такие изолированные друг от друга группы специализированных клеток называются идиобластами). От осевого цилиндра первичная кора в стебле отделена значительно менее четко по сравнению с корнем. Это вызвано тем, что в стебле эндодерма выражена гораздо слабее, в ней часто откладываются крахмальные зерна, в связи с чем пограничный слой клеток между первичной корой и осевым цилиндром получил название *крахмалоносного влагалища.*

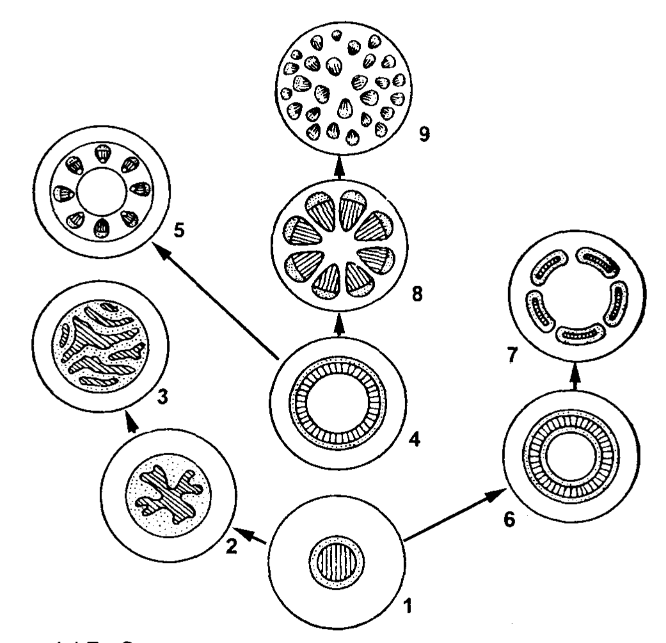


Рис. 117. *Схема строения различных типов осевого цилиндра:*
1 – протостела; 2 – актиностела; 3 – плектостела; 4 – эктофлойная сифоностела; 5 – артростела; 6 – амфифлойная сифоностела; 7 – диктиостела; 8 – эвстела; 9 – атактостела (по А. Л. Тахтаджяну)

Теперь настало время подробнее рассказать об устройстве *осевого цилиндра*, или *стелы* (*греч.* stele – столб). Под этим термином ботаники подразумевают совокупность проводящих структур осевых органов растений в комплексе с ассоциированной паренхимой. Стела одинаково присуща как корню, так и стеблю, что, согласно эволюционной теории, подчеркивает их общее происхождение от теломов ранних наземных растений. Однако строение стел различных осевых органов неодинаково, еще больше оно варьирует, если начать сравнивать стелы у растений из разных таксономических групп (рис. 117).

Самой первой и наиболее примитивной считается *протостела*. Она была широко распространена среди вымерших растений, в настоящее время встречается в стеблях многих папоротникообразных и в корнях почти всех высших растений. В исходном виде протостела представляет собой расположенный в центре сплошной тяж ксилемы, который по периферии окружен сплошным слоем флоэмы. Такой тип протостелы еще называют *гаплостелой* (*греч.* haplos – простой), она имелась у вымерших риниофитов. Более продвинутым вариантом является *актиностела* (*греч.* aktis, aktinos – луч), где ксилема располагается в центре в виде звезды. Появление этого типа стелы связывают с возникновением боковых органов побега, проводящие пучки которых продолжаются в осевой цилиндр. Актиностела присутствовала у различных вымерших форм, среди ныне живущих растений встречается у некоторых плаунов. Последним и наиболее специализированным типом протостелы является *плектостела* (*греч.* plectos – плетеный), здесь ксилема располагается в виде более или менее ориентированных относительно друг друга пластинок. Плектостела характерна для большинства плаунов.

Следующим этапом в совершенствовании осевых цилиндров стало появление в центре осевого органа сердцевинной паренхимы, или *сердцевины*. Она впервые появляется в *сифоностеле* (*греч.* siphon – труба). Такая стела имеет вид трубки, где по периферии сердцевины располагаются проводящие структуры ксилемы и флоэмы. Трубчатое устройство позволило значительно повысить механическую прочность конструкции, что дало возможность растениям значительно увеличить свои размеры и массу. Отметим, что паренхима сердцевины не изолирована, а посредством тяжей, которые пронизывают осевой цилиндр, связана с корой. Сифоностела, в которой сплошное кольцо проводящих элементов рассекается на отдельные продольные тяжи, называется *диктиостелой*. Оба типа стел встречаются у многих папоротников.

Результатом дальнейшего развития сифоностелы явилось появление *эустелы* или *эвстелы* (*греч.* eu – хорошо). Здесь проводящие элементы образуют пучки, где снаружи (экзархно) обычно лежит флоэма, а внутри (эндархно) – ксилема. Если между ксилемой и флоэмой имеется прослойка камбия, проводящий пучок называется открытым, если нет – закрытым. Эустелой обладают подавляющее большинство семенных растений.

Большинство однодольных покрытосеменных и некоторые травянистые двудольные обладают *атактостелой*. В этом случае проводящие пучки без видимого порядка разбросаны в коре и сердцевине осевого органа, поэтому на срезе их можно обнаружить в любом участке.

Развивающийся стебель непременно в той или иной мере подвергается утолщению. В зависимости от участия в этом процессе камбия утолщение может быть первичным или вторичным.

Первичное утолщение представляет собой увеличение объема стебля за счет растяжения клеток, составляющих первичные ткани. Этот процесс начинается уже в непосредственной близости от конуса нарастания и может осуществляться по-разному. Если преимущественно утолщается первичная кора, то утолщение называется *кортикальным* (*лат.* cortex – кора), что можно наблюдать у кактусов. Утолщение, которое осуществляется за счет сердцевины, называют *медуллярным* (*лат.* medullaris, medulla – костный мозг, мозговой), оно имеет место, в частности, при формировании картофельного клубня.

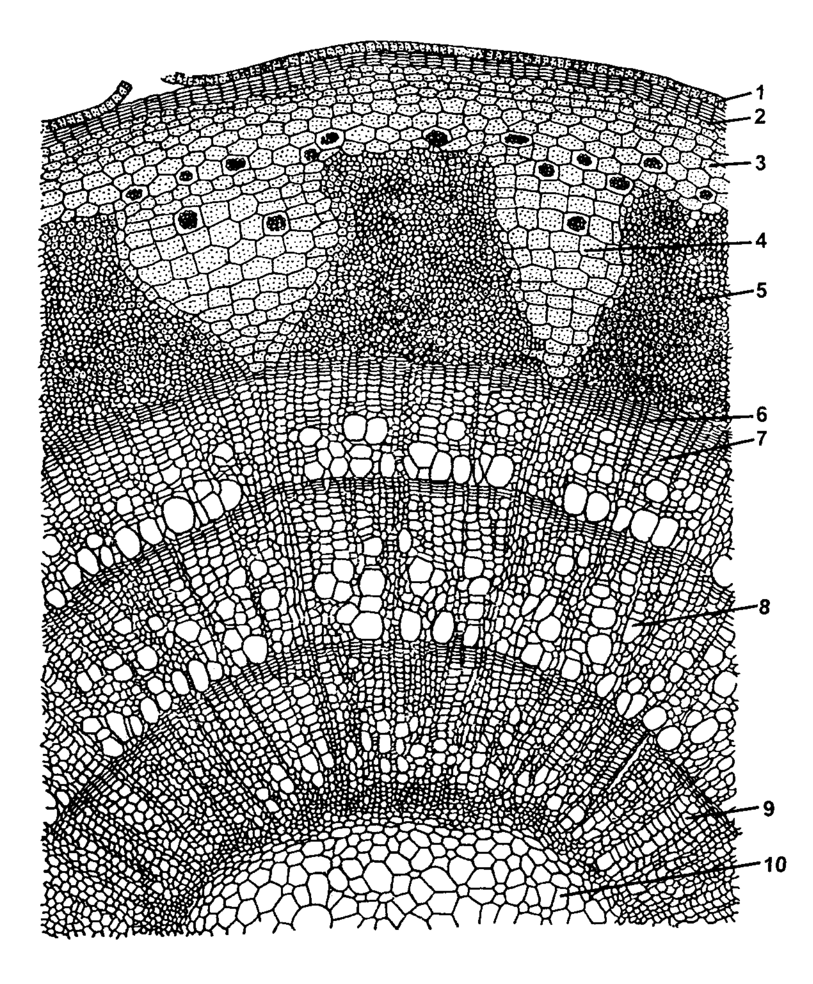


Рис. 118. *Строение трехлетней ветви липы:*
1 – эпидермис; 2 – пробка; 3 – первичная кора; 4 – сердцевинный луч; 5 – флоэма; 6 – камбий; 7 – 9 – годичные слои древесины; 10 – сердцевина (по В. Г. Александрову)

Кроме двух этих крайних форм, события могут развиваться по промежуточному типу, когда объемы первичной коры и сердцевины увеличиваются примерно одинаково. Первичное утолщение особенно важно для травянистых форм, которые не обладают камбием и, соответственно, вторичным ростом (например, почти всех однодольных).

Вторичное утолщение осуществляется за счет деятельности камбия. Первоначально камбий образуется из прокамбия или замкнутым кольцом или в виде разобщенных пучков. Затем между пучками образуются соединительные межпучковые перемычки, и в итоге формируется сплошной слой камбия (рис. 118).

Клетки камбия имеют вытянутую вдоль продольной оси форму и заострены на концах. Со сторон, обращенных к ксилеме и флоэме, клетки сплюснуты, причем регулярные деления происходят в плоскости, параллельной этим плоским поверхностям. Камбий образован несколькими слоями клеток, которые вместе составляют *камбиальную зону*. Все они способны делиться, но свойствами инициалей обладают только клетки центрального слоя, остальные же, некоторое время сохраняя способность размножаться, постепенно проходят этапы дифференциации. Направление дифференциации напрямую зависит от положения клеток. Те из них, которые оказались снаружи от слоя инициальных клеток, впоследствии образуют вторичную флоэму, или луб, а оказавшиеся от инициалей кнутри – вторичную ксилему, или древесину. Кроме клеток, дающих начало проводящим элементам, в камбии присутствуют клетки, образующие лубодревесную паренхиму, которая в виде лучей пронизывает осевой цилиндр.

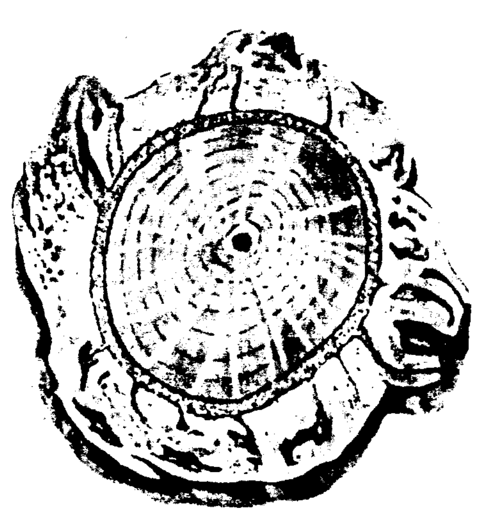


Рис. 119. *Поперечный срез ствола пробкового дуба. Наружный слой – пробка (по Н. И. Орловскому)*

Вторичное утолщение приводит к увеличению диаметра стебля, что неизбежно ведет к разрыву и отмиранию первичной коры, на смену которой приходит кора вторичная, имеющая совершенно иное строение. Она состоит из образовавшейся вместо эпидермы перидермы, остатков первичной коры и первичной флоэмы, а также вторичной флоэмы. Впоследствии в результате деятельности камбия, регулярно откладывающего вторичную флоэму, и феллогена, откладывающего пробку, формируется корка. У некоторых растений, например у пробкового дуба, образуется очень мощный слой корки, и человек широко использует ее в своей деятельности (рис. 119).

Проводящие элементы осевого цилиндра обеспечивают дальний транспорт веществ. По ксилеме осуществляется передвижение воды и веществ, которые в ней растворены, в направлении от корня к листьям. Большая часть воды движется по мертвым клеткам – трахеидам и члеником сосудов, которые представляют собой капилляры. Трахеиды сообщаются между собой через утонченные участки оболочек – поры. Гораздо более эффективный транспорт идет в сосудах, где между образующими их члениками имеются сквозные перфорации. Постоянный ток воды обеспечивается транспирацией через раскрытые устьица. Испарение локально уменьшает гидростатическое давление в ксилеме, что приводит к натяжению воды в проводящих элементах и подтягиванию водного столба к листьям. Движению способствует взаимное сцепление молекул воды между собой – *когезия*, а также с сильно гидрофильными стенками сосудов за счет *адгезии*, или прилипания. Когезия и адгезия препятствуют развитию *кавитации* (*лат.* cavitas – полость) – образованию в сосудах полостей, заполненных не жидкой водой, а парами. Столб воды даже небольшого диаметра очень прочен на разрыв, поэтому транспорт воды по тонким капиллярам-сосудам (у цветковых) или по трахеидам (у голосеменных) часто производится на очень значительную высоту – до 100 м и более. Скорость движения воды у разных растений значительно варьирует и может достигать нескольких десятков метров в час.

По флоэме осуществляется транспорт органических веществ, причем, в отличие от ксилемы, он идет через живые клетки (подробно об этом рассказано в разделе, посвященном проводящим тканям). Проникновение ассимилятов (в основном сахарозы) внутрь расположенных в фотосинтезирующих органах флоэмных окончаний осуществляется против градиента концентрации. Это происходит, потому что концентрация сахаров в клетках мезофилла выше, чем в ситовидных трубках, и требует энергетических затрат. Полагают, что источником АТР для этого служат очень богатые митохондриями клетки-спутницы. Эти клетки выделяют наружу протоны, которые стимулируют выделение сахарозы и ионов калия клетками мезофилла. Возникший на поверхности мембраны клетки-спутницы протонный градиент способствует поступлению внутрь ее сахарозы вместе с ионами водорода, причем сахароза поступает в клетку против градиента концентрации, а протоны по градиенту. Этот транспорт производится расположенными на мембране белками-переносчиками. Затем протоны вновь выводятся из клетки, и одновременно с этим внутрь поступают ионы калия. После чего сахароза и калий по многочисленным плазмодесмам транспортируется в ситовидные трубки.

Скорость движения веществ по флоэме достигает одного метра в час, что значительно ниже, чем в ксилеме. Однако не следует забывать, что проводящие элементы флоэмы представлены живыми клетками с сохраненными протопластами. Поэтому транспорт здесь осуществляется не за счет капиллярности, а с помощью совсем других механизмов, которые до сих пор еще до конца не ясны.

По флоэме происходит отток пластических веществ от органов, где они синтезировались, по направлению к корню, а также к цветкам и плодам (у покрытосеменных) или спорангиям. Весьма некорректно будет утверждать, что по ксилеме вещества движутся «вверх», а по флоэме «вниз», потому что нередко ветви с листьями свешиваются до земли или даже могут опускаться ниже корней (у растений, растущих на склонах).

Таблица 1

Сравнительный состав (в ммоль/л) флоэмного и ксилемного сока у однолетнего люпина

(по Дж. С. Пэйту)

Вещества	Ксилема	Флоэма
Сахароза	–	450 – 470
Аминокислоты (в мг/мл)	0,7 – 2,6	13 – 15
Калий	2,4 – 4,6	39,0 – 46,0
Натрий	2,2 – 2,6	4,4 – 5,2
Кальций	0,4 – 1,8	0,5 – 1,6
Магний	0,3 – 1,1	3,5 – 5,8
Нитраты	Следы	0,003
pH	5,9	8,0

Состав ксилемного или флоэмного соков не только не одинаков (табл. 1), но и не постоянен. По ксилеме могут транспортироваться растворенные углеводы по направлению к развивающимся меристемам. Это происходит весной в период начала вегетации, когда осуществляющие фотосинтез зеленые органы еще отсутствуют, и насыщенные энергией органические соединения по ксилеме доставляются из мест, где они запасались, к интенсивно распускающимся почкам.

Вызванное деятельностью камбия вторичное утолщение продолжается в течение всей жизни растения и за много лет может привести к формированию ствола, имеющего колоссальный объем и диаметр, превышающий 10 м. У деревьев, растущих в дождевых тропических лесах, интенсивность деления камбиальных клеток очень мало изменяется в течение года, поэтому у них почти не выражена слоистость древесины. Напротив, у деревьев, произрастающих в условиях переменного климата, где сезонные колебания температуры и влажности заметны очень хорошо, уровень деятельности камбия находится в зависимости от времени года. Наибольшая интенсивность деления инициальных клеток здесь отмечается весной, когда из почек интенсивно развиваются молодые побеги, на которых имеются листья. В этот период в основном откладываются проводящие воду элементы – трахеиды (большая часть древесины образована именно ими) и членики сосудов, которые имеют большие внутренние объемы и тонкие оболочки. Летом инициальные клетки камбия делятся реже и дают начало толстостенным трахеидам и волокнам. У этих элементов функция проведения воды выражена крайне слабо или отсутствует совсем, зато они прекрасно выполняют функцию опоры. Осенью деятельность камбия ослабляется еще сильнее, а позднее прекращается вовсе, зимой камбий не функционирует. В результате образовавшаяся за год древесина неоднородна и ее можно подразделить на *раннюю* и *позднюю*, которые, чередуясь, совместно формируют ежегодный слой прироста в виде кольца.

Ширина и выраженность годичных слоев широко варьирует не только у представителей разных видов растений, она неодинакова даже у одного и того же экземпляра и напрямую зависит от влияния различных факторов окружающей среды. В годы с наиболее благоприятными погодными условиями (следует отметить, что этот термин для разных растений имеет совсем неодинаковый смысл – благоприятные погодные условия для одной экологической группы могут быть весьма неприятными для другой) слои прироста имеют наибольшую ширину, напротив, в неблагоприятные годы образуются узкие слои. Таким образом, пересчитав все годичные кольца, можно определить возраст дерева, а измерив их толщину, иметь достаточно верное представление о метеорологических условиях давно прошедших лет, учитывая, что возраст наиболее старых деревьев может составлять не одно тысячелетие. Однако здесь необходимо соблюдать некоторую осторожность, потому что в особо неблагоприятных условиях годичные слои могут и не возникать. И наоборот, если летом у деревьев вредителями уничтожались листья, после некоторого покоя камбий откладывает слой древесины, по строению сходный с ранней весенней, что в итоге создает иллюзию двух годичных слоев.

Функцию проведения веществ выполняют только молодые элементы ксилемы и флоэмы, расположенные

недалеко от камбиального слоя. Ксилема сохраняет способность проводить воду в течение нескольких лет, затем ее элементы теряют проводимость и выполняют уже только опорную функцию. Флоэма функционирует еще меньше – обычно в течение одного сезона вегетации. На смену утратившим способность проводить вещества старым элементам камбий откладывает новые слои древесины и луба. При этом старая флоэма участвует в формировании корки, а старая ксилема оказывается в глубине ствола. Слои молодой древесины, лежащие около камбия, называются *заболонной древесиной*, или *заболонью*, внутрь от нее лежит *ядровая древесина* (рис. 120). Заболонная древесина имеет

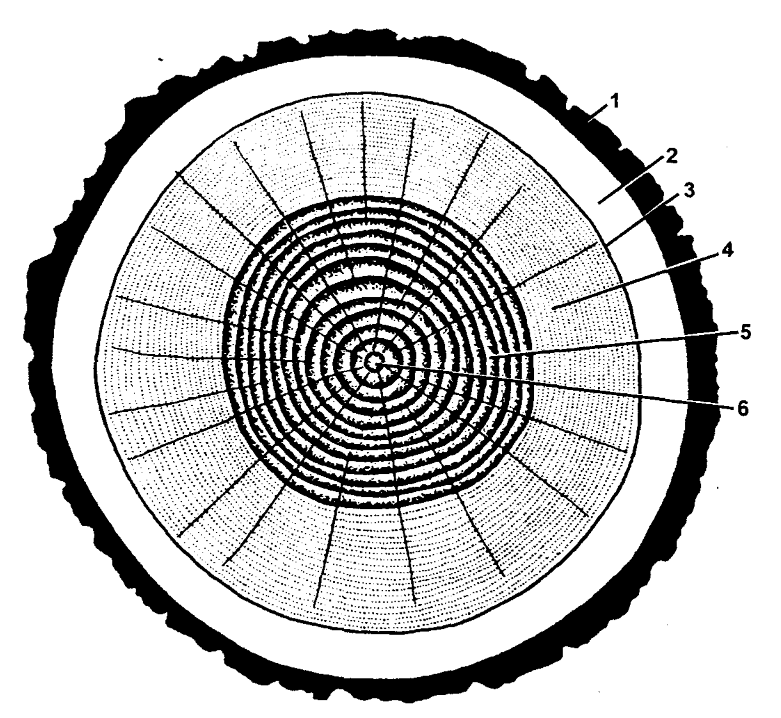


Рис. 120. *Распил ствола дуба (Quercus longipes): 1 – корка; 2 – кора; 3 – камбий; 4 – заболонь; 5 – ядро (4, 5 – древесина, видны годичные кольца); 6 – сердцевина (по В. Г. Хржановскому)*

более светлый цвет, чем ядровая, хотя у многих деревьев такое разделение может отсутствовать.

Теперь становится понятным, что *основная часть клеток многолетнего растения, способного к вторичному утолщению, состоит из мертвых клеток, которые сообща обеспечивают телу растения надежную опору.*

ПОЧКА

Почка представляет собой орган побега, который обеспечивает его верхушечное нарастание и ветвление. В состоянии покоя почка является зачаточным побегом, в нем имеется сильно укороченная ось – зачаток стебля, заканчивающийся конусом нарастания. На оси вегетативной почки располагаются зачаточные листья, причем в их пазухах уже находятся зачатки пазушных почек следующего поколения. Листовые примордии, определяющие нахождение узла на зачаточном стебле, располагаются настолько близко друг к другу, что определить здесь междоузлия становится довольно трудно.

Обычно зимующие почки снаружи покрыты специализированными чешуями, представляющими собой видоизмененные наружные листья. Они предохраняют почку от высыхания и отчасти от перепадов температуры. Такие почки называются *закрытыми*. Если почка лишена защитных чешуй, она называется *открытой*. Эти почки на самом деле не лежат абсолютно «голо», а обычно бывают прикрыты прилистниками или листовыми влагалищами. Часто одно и то же растение (как правило, многолетнее) летом имеет открытые почки, а зимует с закрытыми. Многие тропические деревья имеют только открытые почки, а некоторые многолетние травы могут даже с такими почками зимовать.

По расположению почки могут быть *верхушечными* и *пазушными* (рис. 121).

Верхушечные почки обеспечивают апикальное нарастание побега. Самую первую верхушечную почку можно обнаружить еще в зародыше. Из нее в последующем будут образовываться все органы побега.

Пазушные почки находятся в пазухах листьев, положение их на стебле напрямую зависит от листорасположения. Они формируются экзогенно из апикальных меристем и обычно обнаруживаются в пазухе третьего – пятого листового примордия. В пазухе одного листа может находиться одна или несколько почек (рис. 122). В последнем случае почки располагаются либо рядом друг с другом вокруг стебля (как, например, дочерние луковички в материнской луковице чеснока), либо вертикально одна над другой (в частности, так происходит у ежевики). Первый тип расположения называется *коллатеральным*, второй – *сериальным*.

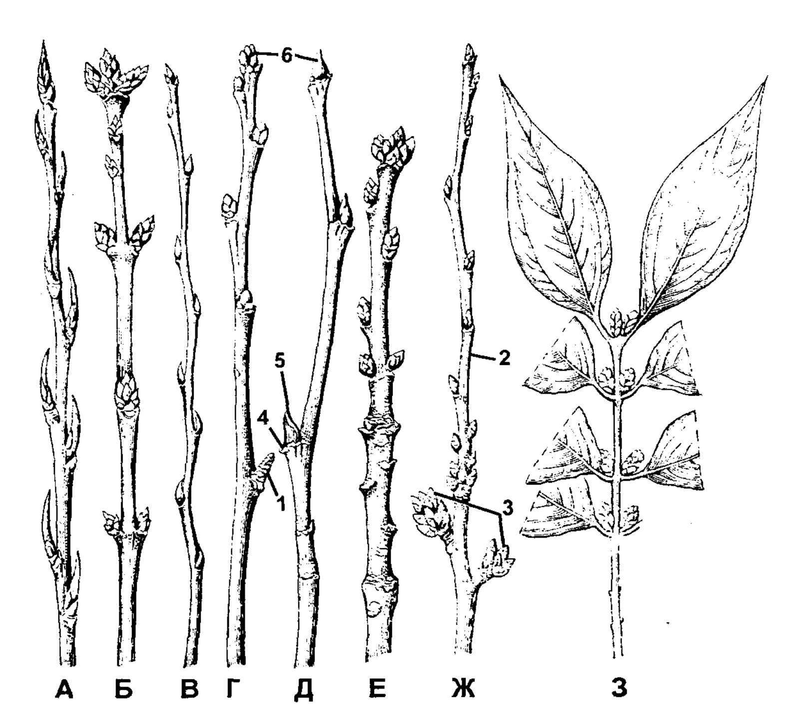


Рис. 121. *Расположение почек:*
А – тополь канадский (Populus canadensis); Б – сирень обыкновенная (Syringa uulgaris); В – хурма кавказская (Diospyros lotus); Г – орех грецкий (Juglans regia); Д – платан восточный (Piatanus orientalis); Е – фисташка настоящая (Pistacia vera); Ж – вишня обыкновенная (Cerasus uulgaris); З – зимоцвет ранний (Meratia praecox); 1 – цветочная почка; 2 – ростовой побег; 3 – плодущие побеги (плодушки); 4 – листовой след; 5 – пазушная почка; 6 – верхушечная почка (по В.Х.Тутаюк, с изменениями и дополнениями)

Еще одним типом почек являются *придаточные* почки. В отличие от пазушных, они закладываются эндогенно и развиваются не из апикальных меристем, а из камбия, живых клеток паренхимы или эпидермы путем их дедифференциации. Общий план строения таких почек не отличается от других, но месторасположение может быть самым разнообразным. Их можно обнаружить на стеблях, но, в отличие от пазушных почек, придаточные никак не связаны с листьями и поэтому обычно находятся в междоузлиях.

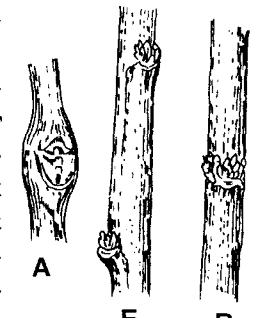


Рис. 122. *Расположение почек:*
А – пазушное коллатеральное; Б, В – пазушное сериальное (по В. Г. Хржановскому и соавт.)

У некоторых растений придаточные почки образуются на листьях. Такими почками размножается комнатное растение бриофиллюм (каланхое) (рис. 123). У бегоний придаточные почки развиваются из эпидермальных клеток, расположенных поблизости



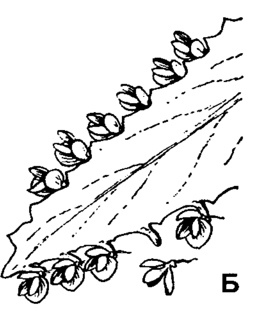


Рис. 123. *Придаточные почки на листьях у бриофиллюма (Bryophyllum daigremontiana):*
А – фото; Б – схема листа с почками



Рис. 124. *Годичные следы спящей почки в стебле* (по В.Х. Тутаюк)

от перерезанных жилок листа. Этот тип почек на листьях могут также образовывать многие папоротники.

Кроме побега, придаточные почки развиваются на корне. Развившиеся из них в дальнейшем побеги называются *корневыми отпрысками*, которые для многих растений играют важную роль в вегетативном размножении.

Многие многолетние растения способны образовывать *спящие почки*. Они возникают как пазушные или придаточные почки, но не развиваются в побег, а впадают в состояние покоя и пребывают в нем в течение довольно длительного времени, сохраняя при этом жизнеспособность. На самом деле покой спящих почек не абсолютен, иначе образовавшиеся в результате вторичного роста ткани просто закрыли бы их. Действительно, спящие почки растут, только очень медленно, образуя за год несколько метамеров, при этом

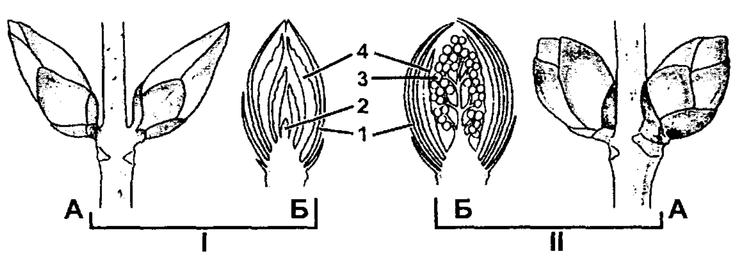


Рис. 125. *Строение почек бузины:*
I – вегетативные почки; II – генеративные почки; А – внешний вид и расположение на стебле; Б – продольный разрез; 1 – почечные чешуи; 2 – конус нарастания; 3 – зачаточное соцветие; 4 – листья (по В.А. Корчагиной, с изменениями и дополнениями)

ось почки несколько утолщается и увеличивает свою длину в соответствии с шириной образовавшегося годичного слоя (рис. 124). Зачаточные листья спящей почки трансформируются в чешуи, а образовавшиеся в них пазушные почки позволяют ей ветвиться. Сигналом для выхода из состояния относительного покоя спящей почки служит повреждение или снижение активности нормальных почек. Хорошо известно появление молодой поросли на пнях или на стволах после сильной обрезки ветвей.

Спящие почки в основном характерны для цветковых растений, причем встречаются не только у деревьев и кустарников, но и у многолетних трав. Особенно они важны для кустарников, поскольку способствуют кущению. У голосеменных спящие почки образуются значительно менее интенсивно, поэтому появление молодой поросли на пнях ели или сосны обычно не происходит.

Мы рассмотрели только вегетативные почки, но, кроме них, у растений имеются еще *вегетативно-генеративные* и *генеративные* почки, но о них речь пойдет позднее (рис. 125).

ЛИСТ

С точки зрения эволюционной теории, листья у высших растений возникли в качестве органов, специализированных для фотосинтеза. Можно выделить три типа листьев, принципиально отличающихся друг от друга. У моховидных листья называются *филлидиями* (рис. 126), они являются органами гаметофита и по этой причине не могут быть отнесены к настоящим листьям. Листья плауновидных представляют собой выросты стебля (рис. 127), их называют *энационными листьями*, или *филлоидами*. У всех остальных высших растений листовые органы возникли в результате слияния и уплощения теломов и мезомов (рис. 128), поэтому такие листья принято называть *теломными*.

Рассмотрим более внимательно происхождение, строение и функционирование последнего типа. Самыми

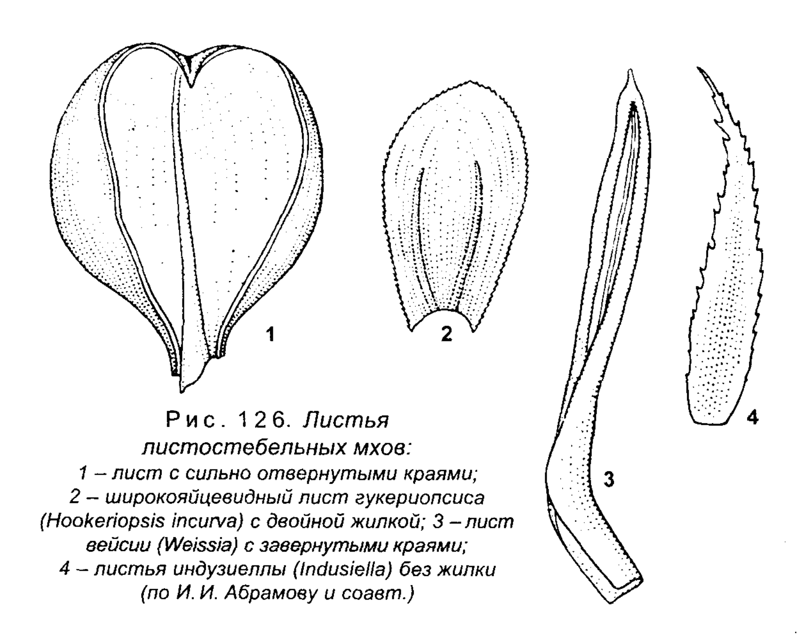
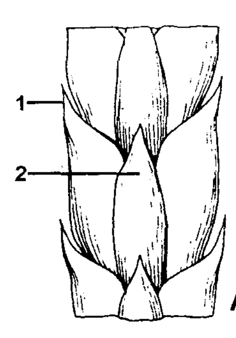


Рис. 126. *Листья листостебельных мхов:*
1 – лист с сильно отвернутыми краями; 2 – широкояйцевидный лист гукериопсиса (Hookeriopsis incurva) с двойной жилкой; 3 – лист вейсии (Weissia) с завернутыми краями; 4 – листья индузиеллы (Indusiella) без жилки (по И. И. Абрамову и соавт.)



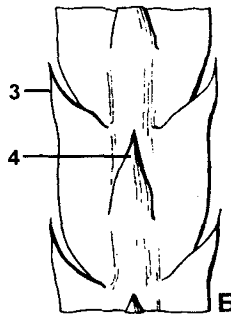


Рис. 127. *Веточка с листьями плауна сплюснутого (Lycopodium complanatum):*
А – вид с верхней стороны: 1 – боковой лист; 2 – спинной лист; Б – вид с нижней стороны: 3 – боковой лист; 4 – брюшной лист (по В. Р. Филину)

первыми листовыми органами семенных растений являются *семядоли*, которые формируются еще на стадии проэмбрио (предзародыша). Остальные листья развиваются из зачатков – листовых примордиев, которые через определенные промежутки времени, называемые пластохронами, закладываются в периферической зоне апикальной меристемы стебля в виде бугорков (см. рис. 114, 115). Вначале все клетки примордия равномерно делятся во всех направлениях. Затем наиболее интенсивно делятся

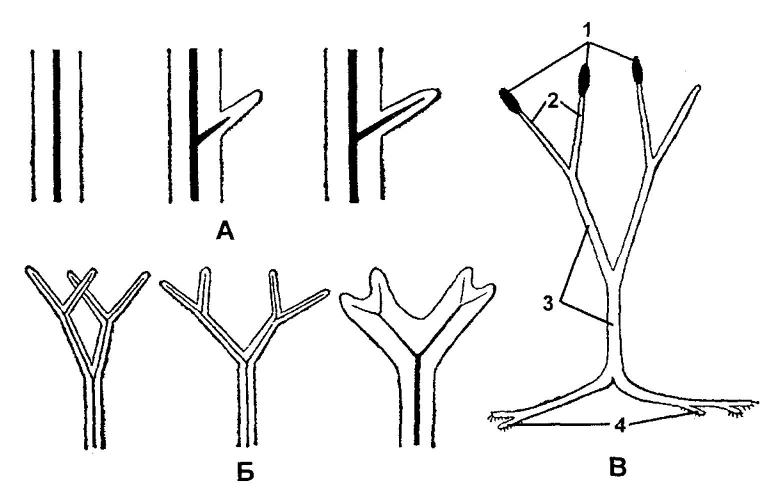


Рис. 128. *Образование листа из теломов псилофитов и основные участки тела примитивного спорофита:*
А – образование листа путем появления выроста; Б – образование листа путем уплощения и срастания теломов; В – основные участки тела примитивного спорофита: 1 – спорангии; 2 – теломы; 3 – мезомы; 4 – ризомоиды (по Н. А. Комарницкому и соавт.)

клетки, расположенные на верхушке бугорка. В результате примордий приобретает вытянутую форму, причем бóльшая часть его клеток впоследствии образует среднюю жилку и черешок (естественно, в тех случаях, когда черешок у листа имеется). После достижения зачатком определенной длины (обычно около 1 мм, но у различных групп длина может широко варьировать) расположенные на верхушке клетки перестают делиться, и дальнейший рост осуществляется за счет вставочной и *маргинальной* (*лат.* margo – край), т. е. расположенной по краям зачатка, меристем (рис. 129). Маргинальная меристема закладывается вдоль главной жилки и дает начало основной части листовой пластинки, в ней образуются все генерации жилок, кроме главной. Если лист сложный, то вдоль оси (она затем станет рахисом) образуются бугорки, которые впоследствии развиваются в листочки.

Клетки маргинальной меристемы в разное время прекращают делиться, в результате чего формируются сложно устроенные клеточные ансамбли листа. Первыми прекращают делиться расположенные на поверхности

клетки эпидермиса, однако после этого они приступают к растяжению и растягиваются дольше всех остальных клеток листа. Затем перестают делиться клетки губчатого мезофилла, которые расположены глубже эпидермальных, причем растягиваются они недолго, и поэтому между ними образуются обширные межклетники. После этого прекращают делиться клетки палисадного мезофилла, и поскольку они растягиваются слабее эпидермальных клеток, между ними также имеются межклетники, хотя и значительно менее обильные, чем у губчатого мезофилла.

Площадь поверхности взрослого листа может превышать зачаток более чем в тысячу раз. В зависимости от ряда факторов листья могут быть более или менее крупными, но, в отличие от корня или стебля, у них отсутствует неограниченный рост, поэтому размер листа ограничен изначально. Исключением являются крупные

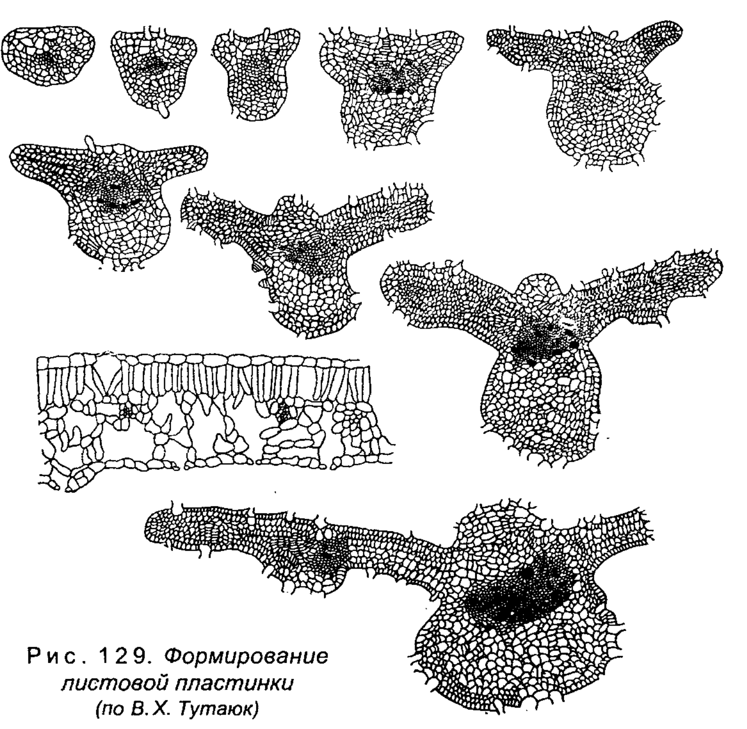


Рис. 129. *Формирование листовой пластинки (по В.Х. Тутаюк)*

листья папоротников – вайи, у которых во взрослом состоянии имеется верхушечный рост, или непрерывно растущие в течение всей жизни листья вельвичии.

Почти у всех растений лист живет и функционирует ограниченное время, а затем опадает со стебля. Здесь также исключением является вельвичия удивительная, у которой в течение всей жизни, составляющей более ста лет, сохраняется пара листьев, причем эти листья постоянно растут за счет имеющейся в основаниях вставочной меристемы. Растения, у которых круглый год имеются листья, называются *вечнозелеными*, среди них встречаются деревья, кустарники и травы, все они широко распространены во многих зонах. Несмотря на название, листья у таких растений живут отнюдь не «вечно», а постепенно сменяются более молодыми. Вечнозеленые растения могут произрастать в географических зонах, где нет зимы, или же в умеренных широтах. В последнем случае растения, зимующие с листьями, имеют приспособления, предохраняющие их от чрезмерных потерь влаги. Например, у многих хвойных игловидные листья (хвоинки) имеют плотную консистенцию. Снаружи они покрыты толстым слоем кутикулы, а под эпидермой располагается два-три слоя клеток *гиподермы*, которые дополнительно уменьшают транспирацию (рис. 130). Кроме того, устьица глубоко погружены в углубления эпидермы и над устьичной щелью образуется наплыв кутикулы.

Наряду с вечнозелеными, существуют многолетние растения, у которых в течение определенного сезона года листовой покров отсутствует. Такие растения называют *листопадными*. Временная потеря листьев представляет собой защитное приспособление, позволяющее растению успешно пережить неблагоприятные условия окружающей среды. Было бы ошибкой полагать, что во всех случаях потеря листьев происходит накануне зимних холодов, потому что растения, произрастающие в условиях сильной летней засухи, именно летом сбрасывают листву, что приводит к уменьшению транспирации и экономии воды.

Как уже говорилось, листья снабжают все растение пластическими веществами и, кроме того, устьичная транспирация служит основой непрерывного транспорта веществ по проводящим структурам растения. Поэтому лист функционирует очень активно, что довольно быстро приводит к его старению и отмиранию. В стареющем листе сначала уменьшается синтез углеводов, затем происходит деградация хлоропластов и разрушается хлорофилл. Каротиноиды, которые до этого маскировались хлорофиллом, становятся заметными и определяют желтую или красную окраску старых листьев. В тканях листа

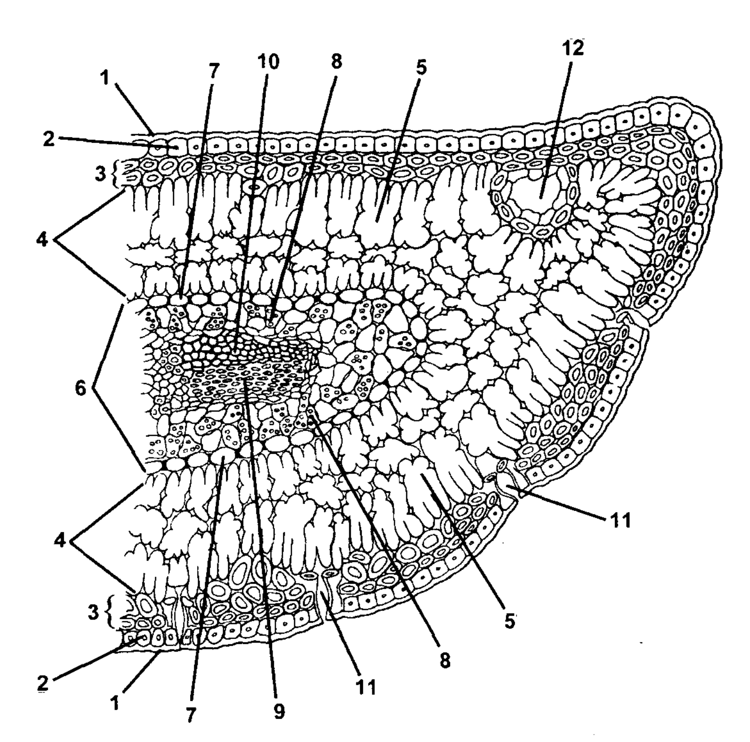


Рис. 130. *Поперечный срез хвои сосны эльдарской (Pinus eldarica): 1 – кутикула; 2 – эпидерма; 3 – двухслойная гиподерма; 4 – складчатая паренхима (мезофилл); 5 – складчато-столбчатая паренхима; 6, 7 – эндодерма, с внутренней стороны которой находится проводящий пучок; 8 – трансфузионная паренхима с окаймленными порами; 9 – флоэмная часть проводящего пучка; 10 – ксилемная часть проводящего пучка; 11 – устьице; 12 – смоляной ход (по В.Х. Тутаюк)*

в большом количестве накапливаются минеральные соли, которые попали сюда, будучи растворенными в воде. В основном там присутствуют кристаллы оксалата кальция. Одновременно из старого листа активно выводятся органические вещества, которые могут быть полезными для других органов растения, что еще больше ослабляет лист. У вечнозеленых растений оттекающие вещества идут на нужды развивающихся почек, поэтому у них опадение листьев часто совпадает с распусканием почек.

Старение листа завершается его отпадением от стебля. Перед этим в основании листа образуется отделительный слой, который состоит из клеток, лежащих перпендикулярно продольной оси черешка (рис. 131). Под действием вырабатывающегося в стареющих листьях этилена

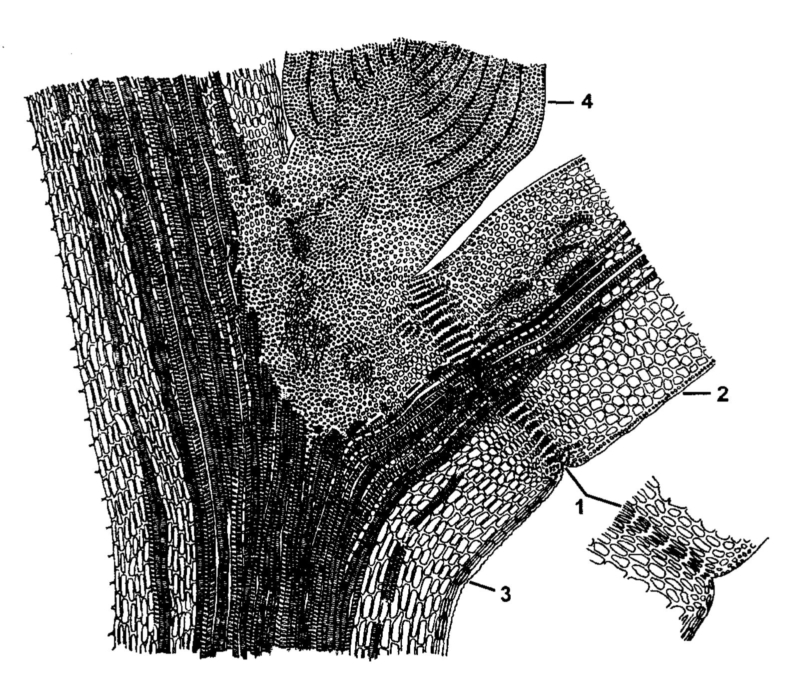


Рис. 131. *Отделительный слой у основания черешка листа (при листопаде): 1 – отделительный слой; 2 – черешок листа, покрытый эпидермой; 3 – часть побега под черешком, покрытая перидермой; 4 – пазушная почка (по В.Х. Тутаюк)*

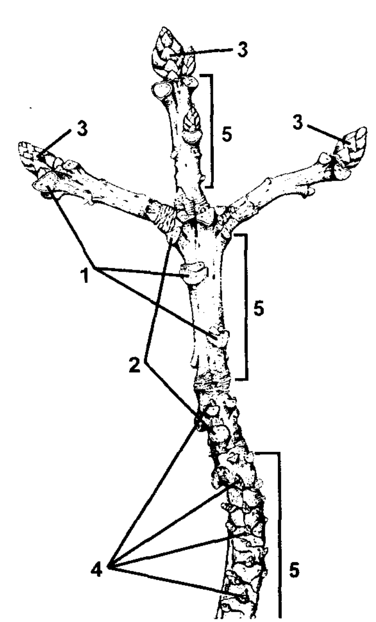


Рис. 132. *Укороченный побег карагача – плодушка (Ulmus campestris):*
1 – листовые рубцы и листовые следы; 2 – подушки и следы опавших побегов; 3 – верхушечные почки; 4 – спящие почки; 5 – годичные приросты (по В.Х. Тутаюк)

(это вещество является фитогормоном) частично растворяются оболочки и срединные пластинки клеток отделительного слоя. После отпадения листа на поверхности стебля образуется листовой рубец, покрытый слоем пробки (рис. 132). Этот процесс характерен для голосеменных и древесных двудольных, у травянистых двудольных и однодольных лист не отпадает сразу, а отмирает и распадается постепенно, находясь при этом на стебле.

Лист снаружи покрыт прозрачной эпидермой. Ее строение подробно описано в разделе, посвященном тканям, поэтому здесь останавливаться на этом не будем. Отметим однако, что эпидерма разных растений имеет неодинаковую толщину клеточных оболочек и кутикулы. На ней могут быть различные кроющие и железистые трихомы. У бифациальных листьев устьица обычно располагаются на эпидерме нижней поверхности листа, исключение составляют плавающие листья водных растений – у них устьица находятся сверху (рис. 133).

Под эпидермой располагается основная рабочая ткань листа – хлоренхима, здесь ее называют *мезофиллом* (*греч.* mesos – средний и phyllon – лист), которая занимает основной внутренний объем листовой пластинки (рис. 134). Как мы отмечали ранее, хлоренхима относится к паренхимным тканям. Она состоит из округлых или немного вытянутых живых клеток с тонкими стенками. У большинства листьев мезофилл разделяют

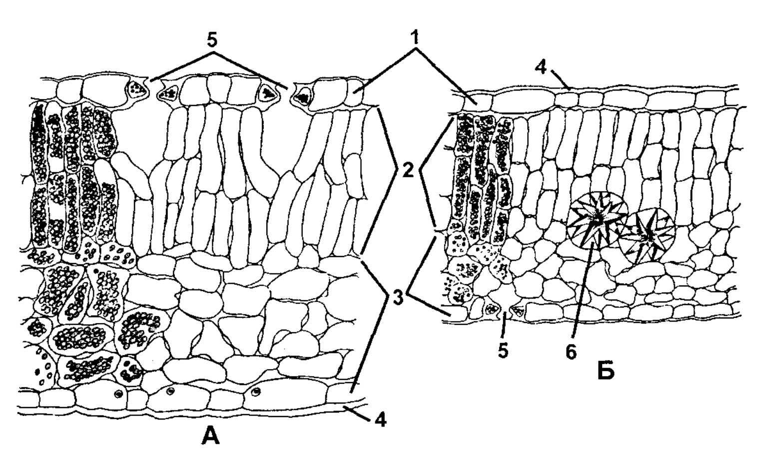


Рис. 133. *Поперечный срез листа горца земноводного (Polygonum amphibium):*
А – водный экземпляр; Б – экземпляр, растущий на суше. У водного экземпляра устьица расположены на верхней эпидерме, кутикулой покрыта нижняя эпидерма, омываемая водой; у экземпляра с суши устьица расположены на нижней эпидерме и кутикулой покрыта верхняя эпидерма: 1 – эпидерма; 2 – палисадный мезофилл; 3 – губчатый мезофилл; 4 – кутикула; 5 – устьица; 6 – друзы (по В.Х. Тутаюк)

на два типа, которые отличаются степенью развития межклетников и формой клеток – *палисадный мезофилл* и *губчатый мезофилл*.

Палисадный мезофилл лежит под верхней эпидермой. Он образован несколькими слоями клеток, вытянутых под прямым углом к поверхности листа. Эти клетки содержат большое количество хлоропластов и довольно плотно примыкают друг к другу, хотя небольшие межклетники, обеспечивающие газообмен, все-таки имеются. Оптимально освещаемые в светлое время суток клетки палисадного мезофилла синтезируют основную часть органических веществ, которые растение получает в результате реакций фотосинтеза.

Ниже палисадного мезофилла и ближе к нижней эпидерме лежит *губчатый мезофилл*. Его округлые клетки располагаются более рыхло, поэтому между ними имеются хорошо развитые межклетники, которые через устьица сообщаются с атмосферным воздухом. По межклетникам к фотосинтезирующим клеткам доставляется

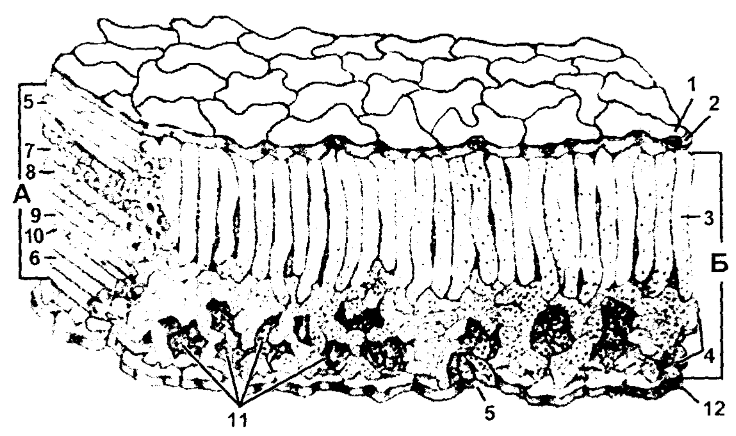


Рис. 134. *Модель дорзовентрального листа платана восточного (Platanus orientalis):*
А – проводящий пучок; Б – мезофилл; 1 – кутикула; 2 – верхняя эпидерма; 3 – палисадный мезофилл; 4 – губчатый мезофилл; 5 – устьице; 6 – склеренхимные волокна; 7 – спиральная трахеида; 8 – кольчатая трахеида; 9 – ситовидная трубка; 10 – клетка-спутница; 11 – межклетники в губчатом мезофилле; 12 – нижняя эпидерма (по В.Х. Тутаюк, с изменениями)

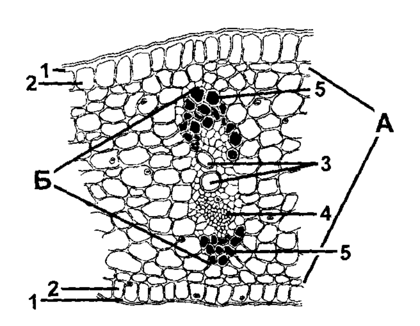


Рис. 135. *Изолатеральный лист хлорофитума (Chlorophytum):*
А – мезофилл; Б – проводящий пучок; 1 – кутикула; 2 – эпидерма; 3 – сосуды и трахеиды; 4 – ситовидные трубки и другие элементы флоэмы; 5 – механические волокна (по В.Х. Тутаюк)

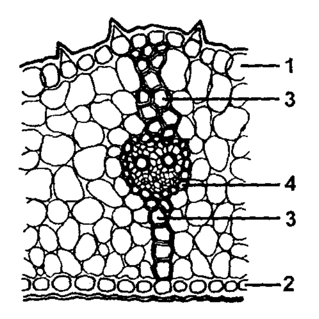


Рис. 136. *Узелковые волокна в листе злака:*
1 – верхняя эпидерма; 2 – нижняя эпидерма; 3 – узелковые механические волокна; 4 – обкладка пучка из механических волокон (по В.Х. Тутаюк)

углекислый газ и удаляются газообразные продукты обмена. Клетки губчатого мезофилла содержат меньшее количество хлоропластов, и поэтому нижняя поверхность листа обычно светлее верхней.

Разветвленная сеть проводящих пучков, которые располагаются среди фотосинтезирующих клеток, обеспечивает нормальное функционирование мезофилла листа. Проводящие пучки листа обычно лишены камбия, т. е. являются закрытыми. Ксилема в них ориентирована к верхней поверхности листа, а флоэма – к нижней. Мелкие проводящие пучки окружены *обкладочными клетками* (рис. 135), а крупные – элементами склеренхимы (рис. 136). Окруженные сопутствующими клетками, проводящие пучки называются *жилками*. Наиболее крупные из них рельефно выдаются на нижней поверхности листа, а небольшие находятся в толще мезофилла. Характер распределения жилок в листе называется *жилкованием*, оно может быть сетчатым, дуговидным, параллельным, встречаются и промежуточные типы. У разных групп растений имеются различия в жилковании (рис. 137), что делает этот показатель чрезвычайно важным с точки зрения систематики.

Механические свойства листьев, иногда удивительно высокие, обеспечивают находящиеся в них элементы колленхимы и склеренхимы. Живые клетки колленхимы образуют тяжи, которые находятся около крупных пучков, а также вдоль краев листа. Волокна и склереиды также располагаются вдоль проводящих пучков. Кроме специализированных механических тканей, опору листу создают живые клетки паренхимы, находящиеся в состоянии тургора.

Главной частью листа является *листовая пластинка*. В большинстве случаев она бывает плоской, и в зависимости от пространственной ориентации поверхностей листовые пластинки подразделяют на несколько типов. У *бифациальных* (*лат.* bi – дву(х) и facies – наружность) листьев четко выражены верхняя и нижняя поверхности, различающиеся морфологически и функционально. Обе поверхности *эквифациальных* (*лат.* aequus –

равный и facies – наружность) листьев не отличаются между собой. Наконец, у некоторых растений листья уплощены не в дорзовентральном направлении, а латерально или имеют круглое сечение, такие листья называются *унифациальными* (*лат.* unus – одно, едино и facies – наружность).

У бифациальных листьев мезофилл более развит вблизи верхней, наиболее освещенной поверхности, а устьица располагаются на нижней. Такое распределение весьма полезно, поскольку обеспечивает наиболее оптимальное течение реакций фотосинтеза и газообмен.

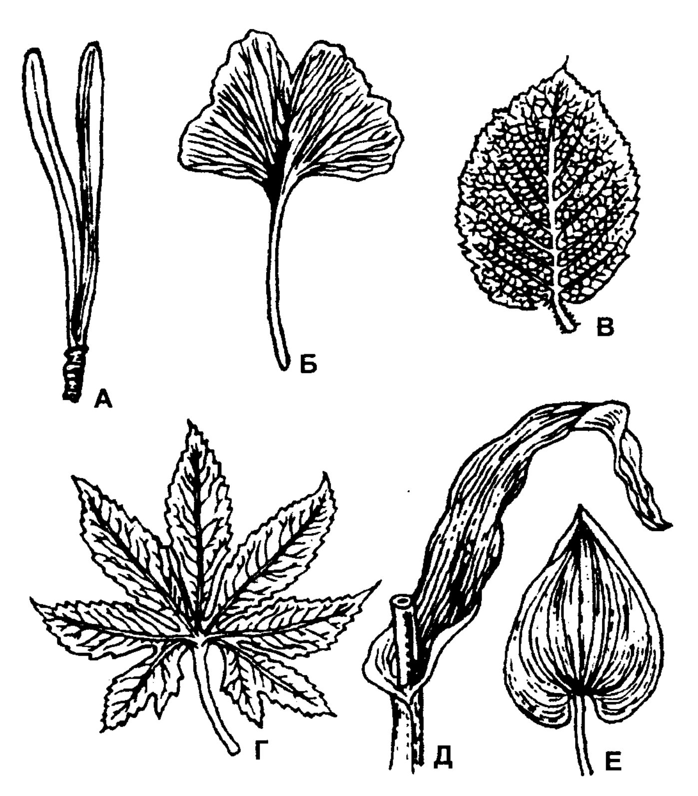


Рис. 137. *Жилкование листьев:*
А – простое; Б – дихотомическое; В, Г – сетчатое (В – перистое, Г – пальчатое); Д – параллельное; Г – дуговое (по В. Г. Хржановскому и соавт.)

Если лист имеет круглое сечение (рис. 138) или одинаковые поверхности (рис. 139), мезофилл распределяется равномерно, а устьица можно обнаружить на обеих поверхностях. В этом случае для равномерного освещения лист в пространстве ориентируется вертикально.

Форма листовой пластинки может быть удивительно разнообразной и причудливой, при этом она служит очень важным систематическим показателем. В самом простом случае пластинка цельная (рис. 140), но она может быть рассечена на лопасти или доли (рис. 141). Рассечение пластинки может быть перистым или пальчатым, в результате чего образуются перисто- и пальчато-рассеченные или перисто- и пальчато-лопастные листовые пластинки. Важно отметить, что даже самые глубокие рассечения листовой пластинки не доходят до листового черешка.

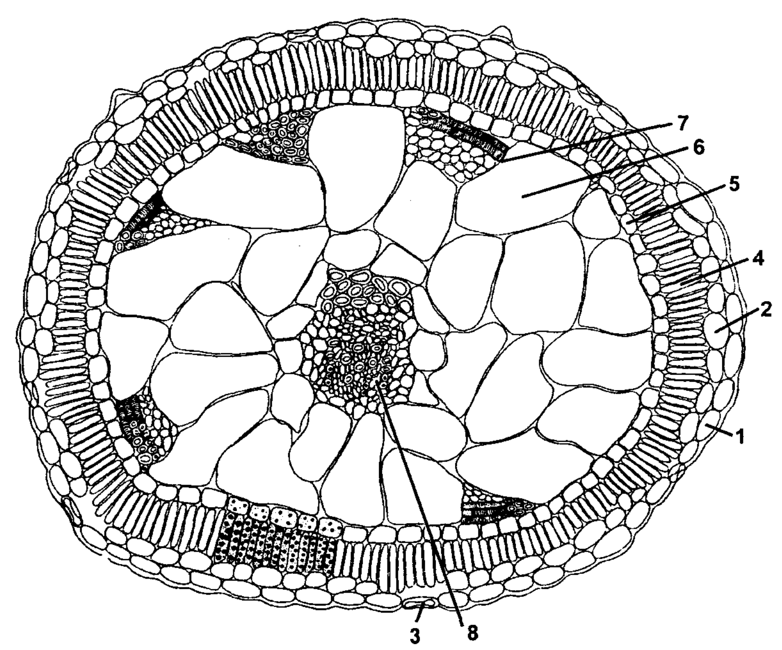


Рис. 138. *Лист солончакового растения солянки древовидной (Salsola dendroides):*
1 – эпидерма; 2 – гиподерма; 3 – устьице; 4, 5 – хлоренхима; 6 – водоносная паренхима; 7 – боковые разветвления проводящих волокнистых пучков (боковые жилки); 8 – центральный проводящий пучок (главная жилка) (по В. Х. Тутаюк)

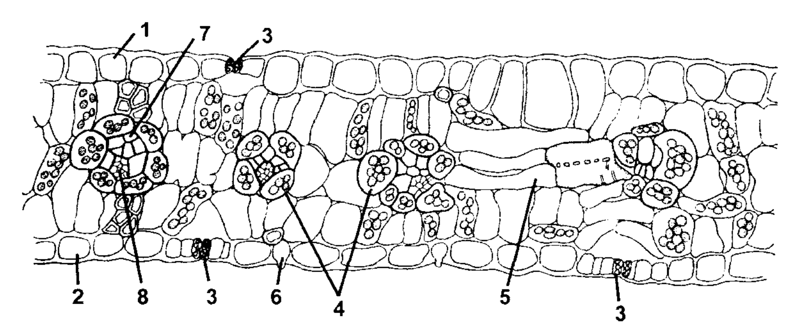


Рис. 139. *Лист кукурузы (Zea mays) на поперечном срезе:*
1 – верхняя эпидерма; 2 – нижняя эпидерма; 3 – устьице; 4 – клетки обкладки, заполненные крахмальными зернами; 5 – мостик из трахеид, соединяющий два соседних пучка (анастомоз); 6 – клетка-сосочек эпидермы; 7 – ксилема; 8 – флоэма проводящего пучка (по В.Х. Тутаюк)

Если у листа имеется лишь одна листовая пластинка, он называется *простым*. Его пластинка может быть рассеченной, однако не до черешка. Если на черешке располагаются две и более листовые пластинки, иногда имеющие собственные черешочки, лист называется *сложным* (рис. 142). Ось, на которой сидят пластинки, называют *рахисом* (*греч.* rhachis – спинной хребет). Форма сложного листа очень разнообразна. В зависимости от расположения листовых пластинок на рахисе выделяют перистые, пальчатые, тройчатые и другие типы сложных листьев.

Часть листа, которая сочленяется со стеблем, называется *основанием* листа (рис. 143). В некоторых случаях оно выделяется слабо, но иногда сильно разрастается и в виде *влагалища* со всех сторон охватывает стебель. Листовые влагалища защищают пазушные почки, а у злаков также и вставочную меристему. Кроме того, влагалища механически поддерживают стебель. У многих растений в области основания имеются прилистники, которые могут быть свободными

Рис. 140. *Простые листья с цельной пластинкой:*
1 – игольчатый; 2 – линейный; 3 – продолговатый; 4 – ланцетный; 5 – овальный; 6 – ромбический; 7 – округлый; 8 – яйцевидный; 9 – лопаточный; 10 – обратнояйцевидный; 11 – щитовидный; 12 – стреловидный; 13 – сердцевидно-яйцевидный; 14 – почковидный; 15 – копьевидный (по В.Г. Хржановскому и соавт.)

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15

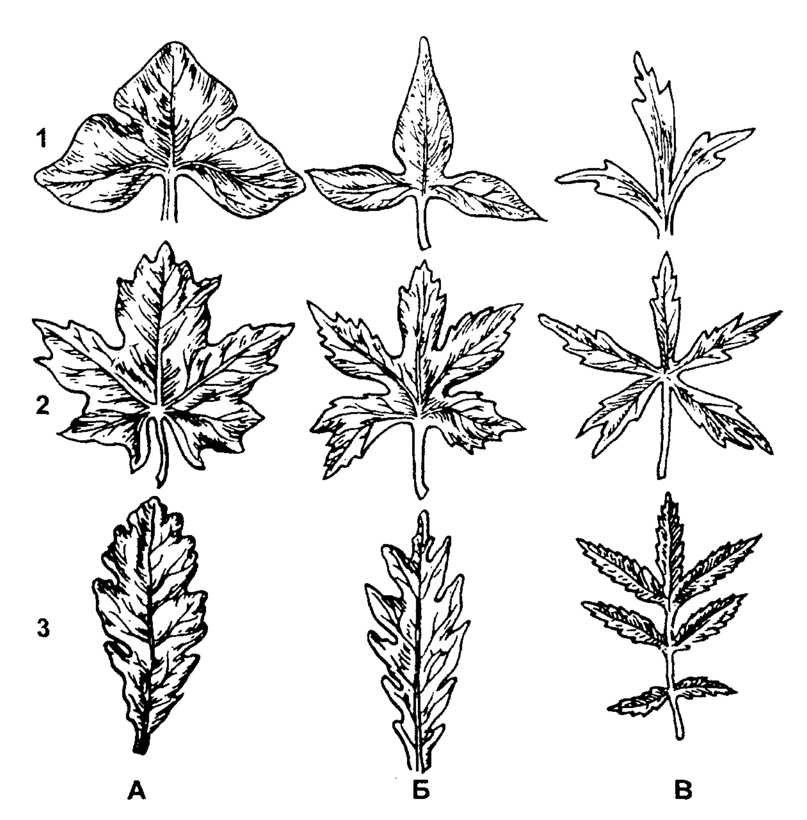


Рис. 141. *Простые листья с рассеченной выемками пластинкой: А – лопастные; Б – раздельные; В – рассеченные: 1 – тройчато-; 2 – пальчато-; 3 – перисто- (по В. Г. Хржановскому и соавт.)*

или прирастают к черешку. Форма и размеры прилистников у разных растений широко варьируют. Если прилистники зеленые, они могут синтезировать углеводы, причем в некоторых случаях именно разросшиеся прилистники, в основном, обеспечивают растение пластическими веществами. Так происходит, в частности, у чины, где вся листовая пластинка видоизменяется в усик, а очень большие прилистники выполняют роль фотосинтезирующего органа (рис. 144).

В том случае, когда листовая пластинка непосредственно переходит в основание, лист называют *сидячим* (например, у ириса или у злаков). Если же между пластинкой

Рис. 142. *Сложные листья: А, Б, В – тройчатые; Г, Д, Е – парноперистые; Ж – пальчатый; З – двоякоперистосложный; И, К – непарноперистые (по В.Х. Тутаюк и В.Г. Хржановскому и соавт.)*

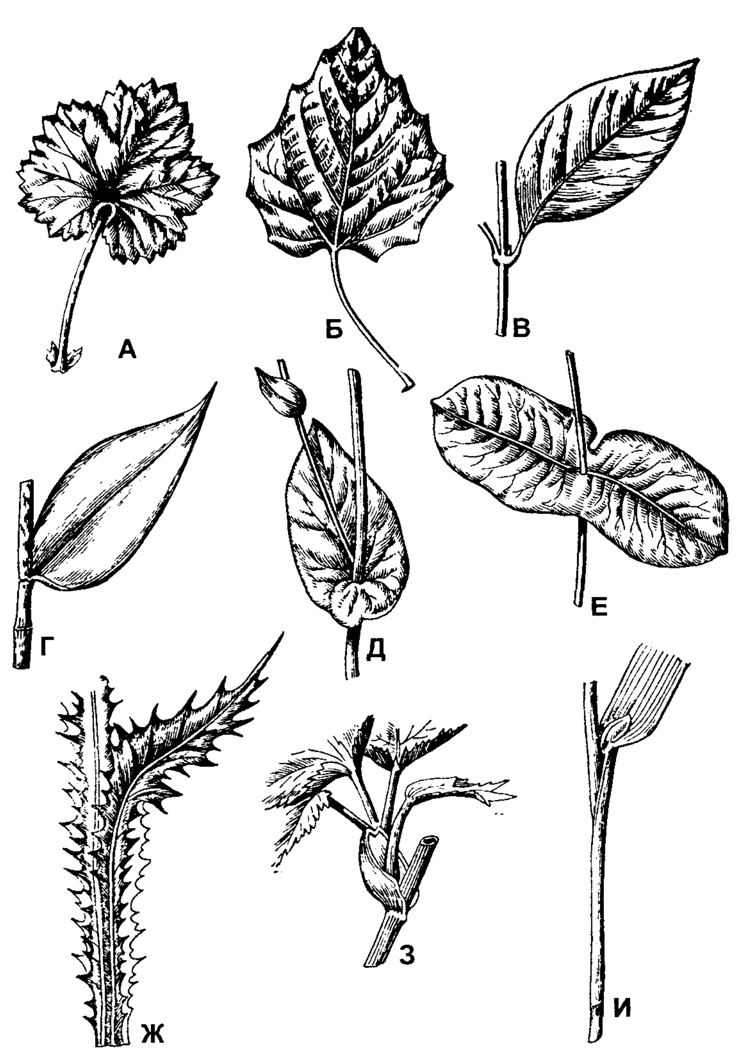


Рис. 143. *Способы прикрепления листьев к побегу:*
А – длинночерешковые листья герани (Pelargonium zonale); Б – длинночерешковые листья тополя канадского (Populus deltoides); В – короткочерешковый лист бирючины овальнолистной (Ligustrum ovalifolium); Г – сидячий лист традесканции виргинской (Tradescantia virginica); Д – пронзенный лист володушки золотистой (Bupleurum aureum); Е – супротивные листья со сросшимися основаниями жимолости душистой (Lonicera fragrantissima); Ж – низбегающий лист чертополоха (Carduus arabicus); З, И – листья с влагалищами у зонтичного и злака (по В.Х. Тутаюк)

Рис. 144. *Лист чины (Lathyrus aphaca): видоизменение пластинки в усик и разрастание прилистников (по В. Г. Хржановскому и соавт.)*



и основанием имеется *черешок*, лист называют *черешковым* (например, у березы). Длина черешков очень разнообразна.

Проводящие пучки листа, пройдя через черешок и основание, продолжаются в узел стебля, образуя *листовой след* (так называется общая часть пучка листа и стебля) (рис. 145). В зависимости от количества входящих в узел пучков различают одно-, двух-, трех- и многопучковые листовые следы. Место непосредственного проникновения проводящих пучков называется *листовой лакуной*, и в зависимости от количества лакун листовые

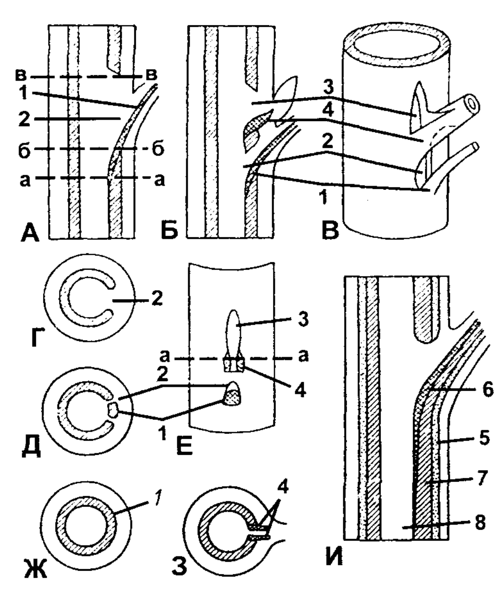


Рис. 145. *Диаграмма, демонстрирующая листовые следы, листовые прорывы и прорывы побега:*
А – продольное сечение узла через листовой след и прорыв; Б – сечение, сходное с А, но со следом ветвления и прорывом; В – вид сосудистого цилиндра с отходящими листовыми следами и следами ветвления и прорывами, соединенными с каждым из них; Г, Д, Ж – поперечные сечения через стебель, изображенный в А на уровнях а – а, б – б, в – в; Е – вид сверху на наружную поверхность цилиндра, изображенного в В, листовые следы и следы ветвления отрезаны у поверхности цилиндра; З – поперечное сечение Е на уровне а – а (на диаграммах А – З сосудистая ткань не дифференцирована на ксилему и флоэму; следы вдвойне заштрихованы); И – показана более детальная структура (обозначены протоксилема, флоэма и метаксилема); 1 – листовой след; 2 – листовой прорыв; 3 – прорыв ветвления; 4 – след ветвления; 5 – флоэма; 6 – протоксилема; 7 – метаксилема; 8 – сердцевина (по Имсу)

следы бывают одно-, трех- и многолакунными. Войдя через узел в стебель, пучки листового следа сливаются с проводящими пучками стебля, формируя *сложный пучок*. Это может произойти почти сразу или же по мере прохождения пучками листового следа нескольких междоузлий. Участок паренхимы над листовым следом называется *листовым прорывом*. Также отходящие от стебля проводящие пучки боковых побегов образуют *следы побегов*, а расположенная выше паренхима – *прорыв побега*.

Как уже отмечалось, размеры листьев изначально лимитированы, так как во взрослом листе отсутствуют меристемы. Однако даже у одного растения можно обнаружить листья различной величины, не говоря уже о представителях разных видов. Наиболее крупные листья можно обнаружить у растений, растущих в нижних ярусах дождевых тропических лесов, где сочетается оптимальная влажность и температура при умеренной освещенности. Плавающие листья водных растений также могут достигать огромных размеров. Например, произрастающая в бассейне реки Амазонки кувшинка виктория обладает самыми большими в растительном мире листьями, которые

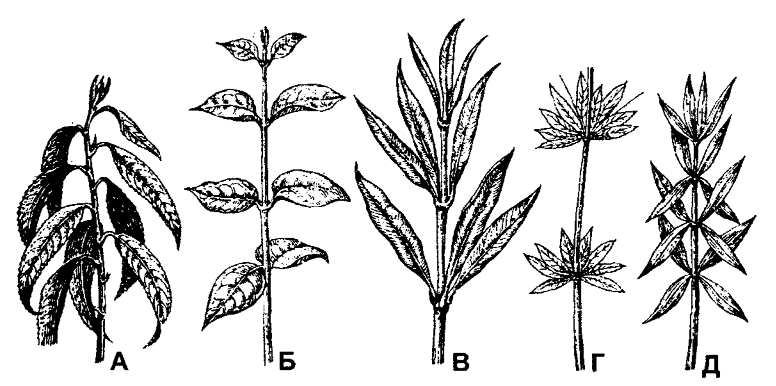


Рис. 146. *Листорасположение:*
А – очередное у персика обыкновенного (Persica vulgaris);
Б – супротивное у бирючины овальнолистной (Ligustrum oualifolium);
В – мутовчатое у олеандра обыкновенного (Nerium oleander);
Г – мутовчатое у марены грузинской (Rubia iberica); Д – мутовчатое
у крестовницы зеленоколосой (Crucianella chlorostachys) (по В.Х. Тутаюк)

достигают двух метров в поперечнике и способны удерживать на плаву вес до 40 кг. Напротив, у многих ксерофитов мелкие листья развились в качестве приспособления к засушливой среде обитания.

Последовательное положение листьев на стебле называется *листорасположением*. Выделяют несколько типов листорасположения: *спиральное, двурядное, мутовчатое* и *супротивное* (рис. 146).

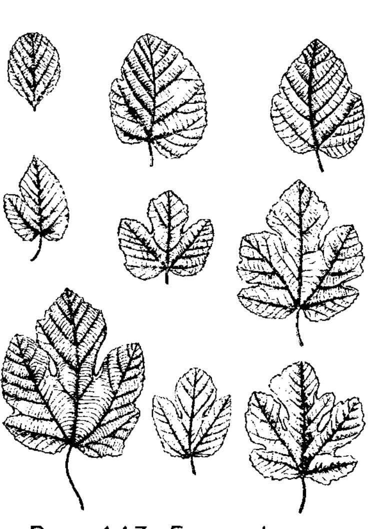
Спиральное или очередное листорасположение встречается наиболее часто. При этом листья располагаются на узлах по одному, сообща образуя вокруг стебля спираль.

Двурядное листорасположение часто встречается у однодольных. В этом случае листья располагаются в одной плоскости, охватывая своими основаниями стебель в области узла.

Мутовчатое листорасположение имеет место в случае, когда на одном узле располагаются сразу несколько самостоятельных листьев.

Супротивное листорасположение представляет собой вариант мутовчатого, но здесь на каждом узле имеются по два листа, пространственно противопоставленных друг другу.

В зависимости от выполняемых функций листья могут приобретать различные морфологические формы. Иногда на одном и том же растении можно найти листья, настолько различающиеся между собой, что взятые по отдельности они легко могут быть отнесены к разным видам. Такое свойство называется *гетерофилией* (*греч.* heteros – другой и phyllon – листья). Примером может служить


Рис. 147. *Гетерофиллия у инжира (Ficus carica)*
(по В.Х. Тутаюк)

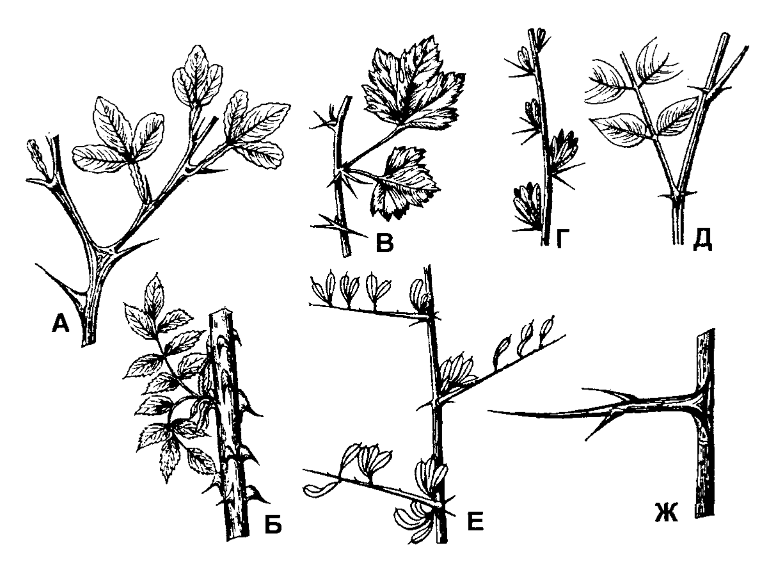


Рис. 148. *Превращение различных органов в колючки (аналогичные органы):*
А, В, Ж – побегов [А – лимон трехлисточковый (Poncirus trifoliata); В – боярышник восточный (Crataegus orientalis); Ж – гледичия обыкновенная (Gleditschia triacanthos)]; Б – волосков – шиповник собачий (Rosa canina); Г – листа – барбарис обыкновенный (Berberis vulgaris); Д – прилистников – акация белая (Robinia pseudoacacia); Е – оси листа и прилистников – чингиль серебристый (Halimodendron halodendron) (по В. Х. Тутаюк)

водное растение стрелолист. У него есть три типа листьев (см. рис. 277, том 1). Подводные листья имеют лентовидную форму, плавающие на поверхности воды – округленную и, наконец, листья, находящиеся над водой в воздухе, имеют листовые пластинки стреловидной формы. У инжира листья, расположенные на дереве выше, более рассечены (рис. 147) и поэтому пропускают свет на нижние листья.

Рис. 149. *Усики гороха (по В. А. Корчагиной)*

В некоторых случаях листья частично или полностью подвергаются метаморфозу. У кактусов и барбариса (рис. 148-Г) они становятся колючками,

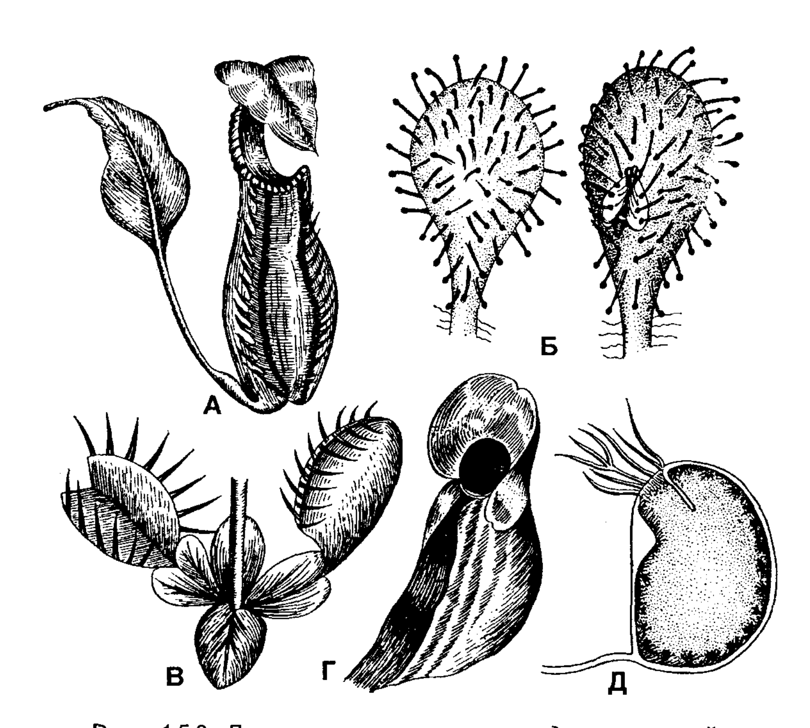


Рис. 150. *Ловчие аппараты насекомоядных растений:*
А – непентес (Nepenthes); Б – росянка (Drosera); В – мухоловка (Dionaea); Г – саррацения (Sarracenia); ДР – пузырчатка обыкновенная (Utricularia vulgaris) (по В. Х. Тутаюк)

защищающими растение. У тыквенных, наряду с нормальными, встречаются листья, трансформирующиеся в усики. Листового происхождения усики имеются также у многих бобовых, при этом у гороха в усик превращается только верхушечная часть листа (рис. 149), а у чины вся листовая пластинка целиком (см. рис. 144). У насекомоядных растений лист видоизменяется в ловчий аппарат (рис. 150), с помощью которого растение ловит насекомых и переваривает с помощью ферментов пищеварительных желез, компенсируя тем самым дефицит азотистых веществ (прежде всего азотистых). При этом часто листовой черешок уплощается и принимает форму листовой пластинки, такой метаморфоз называется *филлодием* (*греч.* phyllon – лист и eidos – вид).

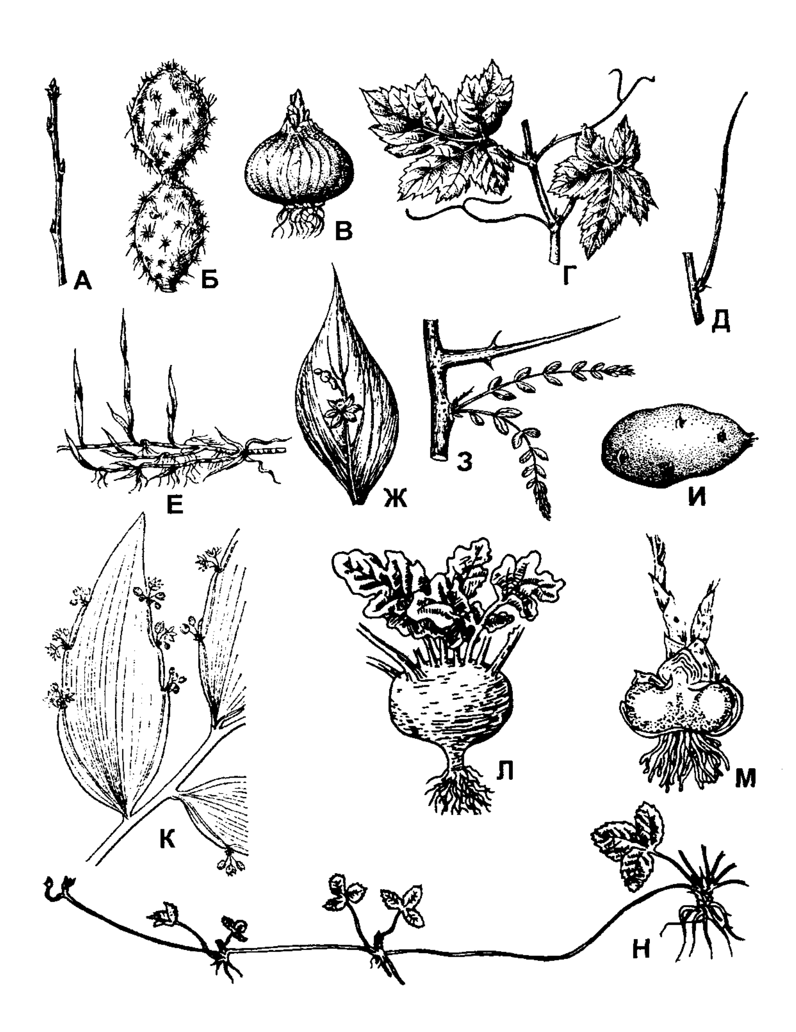


Рис. 151. *Надземные и подземные метаморфозы побега:*
А – обычный побег; Б – мясистый побег кактуса; В – луковица лука; Г – усы-прицепки винограда; Д – зеленый фотосинтезирующий побег дрока ситниковидного (функцию листа осуществляет побег); Е – корневище пырея; Ж – филлокладий иглицы; З – колючка гледичии; И – клубень картофеля; К – филлокладий семелы двуполой (ветка с цветками); Л – клубень кольраби; И – клубнелуковица шафрана; Н – ус земляники (по В.Х. Тутаюк; В.Г. Хржановскому и соавт., с изменениями и дополнениями)

Метаморфозу могут подвергаться не только листья, но и побеги в целом (рис. 151). У дикой яблони, боярышника и многих других имеются колючки побегового происхождения. Растения, испытывающие недостаток влаги, используют в качестве фотосинтезирующего органа не листья с их активной транспирацией воды, а уплощенные побеги. Такие листоподобные побеги, имеющие зеленую окраску, называются *филлокладиями* (*греч.* phyllon – лист и klados – ветвь) (см. рис. 151-Ж, 151-К). Их, в частности, можно увидеть у комнатного растения иглицы. Часть побегов винограда видоизменяется в усики, с помощью которых растение цепляется за опору и, не имея мощного стебля, поддерживает свое тело высоко над землей (рис. 151-Г).

Многие растения, произрастающие в засушливых зонах, где постоянно не хватает влаги, приспособились запасать воду в тканях собственных органов. Такие растения называются *суккулентами* (*лат.* succulentus – сочный). Если вода запасается в листьях – *листовыми суккулентами* (рис. 152), если в стебле – *стеблевыми суккулентами* (рис. 153). У таких растений в тканях имеется много слизей, которые удерживают воду.



Рис. 152. *Алоэ (Aloe arborescens)*
(по Н.А. Комарницкому и соавт.)

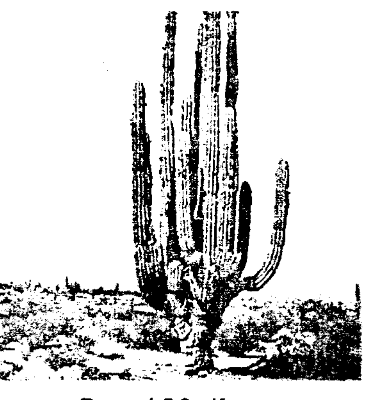


Рис. 153. *Кактус пахицериус Прингла (Pachecereus pringlei)*
(по «Жизнь растений», т. 5)

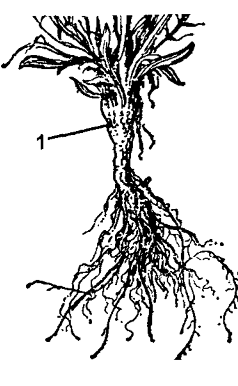


Рис. 154. *Синий василек (Centauria cyanus): 1 – каудекс (по Н. А. Комарницкому и соавт.)*

Далеко не всегда побеги имеют надземное положение. Существует много типов подземных побегов, их происхождение обычно бывает связано с метаморфозом.

Корневище, или *ризом*, представляет собой типичный подземный побег (см. рис. 151-Е). В нем могут запасаться питательные вещества, кроме того, корневища у многих растений служат для вегетативного размножения. На корневище отсутствуют листья, но часто бывают заметны метамеры с узлами и междоузлиями, что позволяет отличать их от корней. Из пазушных и придаточных почек корневища развиваются надземные побеги, или с помощью их корневище ветвится. Нарастание корневища идет по направлению к надземной части побега, а с противоположного конца происходит постепенное отмирание подземного побега. На корневище в изобилии образуются корни. Напоминаем, что они по своему происхождению являются придаточными, поскольку отходят не от корня, а от органа, имеющего побеговое происхождение.

Формирование корневищ может осуществляться двумя способами. В первом случае подземный побег образуется из уже имеющегося надземного побега, на котором вначале отмирают листья, а затем появляются придаточные корни и втягивают часть побега в почву (так, например, формируется корневище у всем известной земляники). В другом случае корневище изначально

Рис. 155. *Образование клубней у картофеля: 1 – столоны (по В. А. Корчагиной)*

формируется из почки, расположенной под землей. После этого за счет верхушечного роста часть подземного побега выходит на поверхность и формирует надземный побег.

Видоизмененным подземным побегом является *каудекс* (*лат.* caudex – ствол, пень). Как и корневище, он служит местом для запасания питательных веществ, но, в отличие от корневища, каудекс не отмирает с нижнего конца, а постепенно переходит в главный корень. Такие подземные образования можно обнаружить, к примеру, у василька (рис. 154), одуванчика, люцерны и др.

Столоны (*лат.* stolo (stolonis) – корневой побег) тоже представляют собой подземные побеги. Они бывают надземными и подземными. Подземные столоны имеет картофель (рис. 155), у которого в течение вегетационного периода формируются как надземные, так и подземные побеги. Подземные развиваются из пазушных почек недоразвитых листьев, расположенных на побеге под землей, или надземных зеленых листьев. Именно по этой причине для увеличения урожая надземные побеги картофеля рекомендуется окучивать. Образовавшиеся побеги растут апикально в горизонтальном направлении. Затем на верхушке побега интенсивно развиваются паренхиматозные ткани, апикальный рост при этом прекращается и формируется клубень. Недоразвитые листья-чешуи столона становятся бровками, а в их пазухах находятся почки. После этого сами столоны разрушаются, а молодые клубни обособляются от материнского растения. По прошествии некоторого периода покоя расположенные на клубне почки развиваются в новые побеги.

Хорошо развитые надземные столоны имеются у земляники и называются *усами* (другое их название – *плети* – см. рис. 113-В, 151-Н). С помощью усов земляника вегетативно размножается, так как из верхушечной почки развивается и молодое дочернее растение, которое затем укореняется и теряет связь с материнским растением. В отличие от ломких и бесцветных подземных столонов, надземные обладают бо́льшей

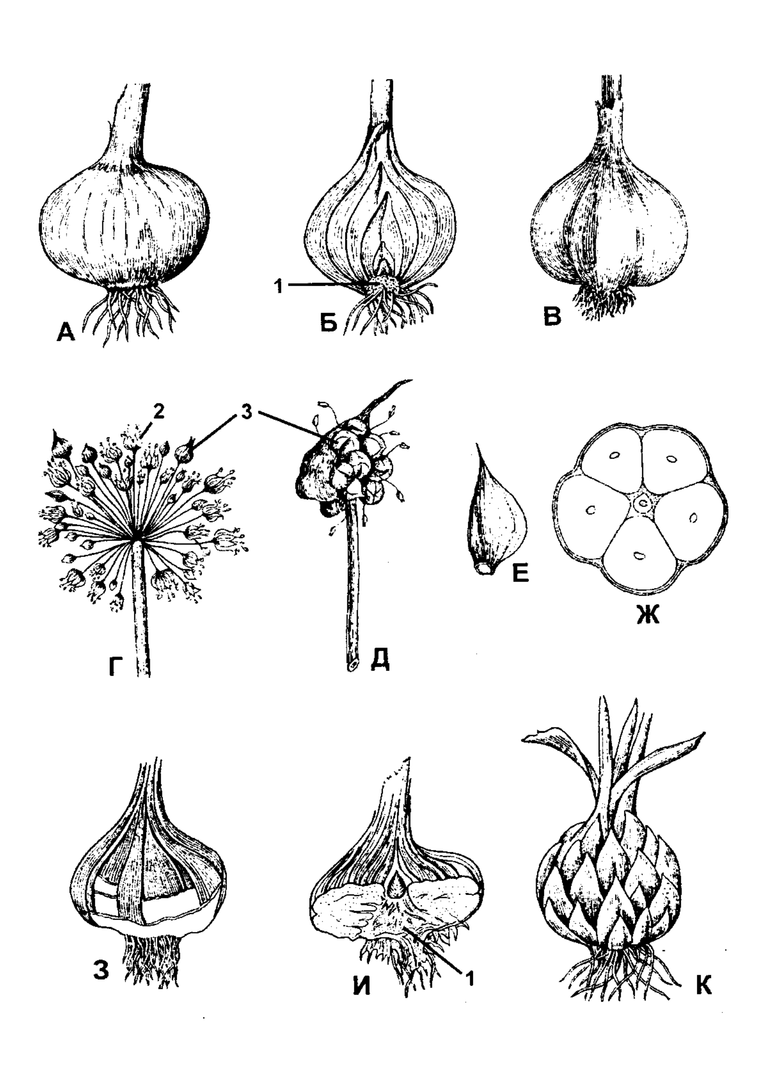


Рис. 156. *Типы луковиц:*
А – пленчатая луковица лука; Б – ее продольный срез; В – сложная луковица чеснока; Г – соцветие лука; Д – соцветие чеснока; Е – отдельный зубок чеснока; Ж – поперечный срез сложной луковицы чеснока; З – клубнелуковица гладиолуса; И – ее продольный срез; К – чешуйчатая луковица лилии; 1 – донце; 2 – цветок; 3 – луковичка (по В.Х. Тутаюк, с изменениями и дополнениями)

механической прочностью. В них присутствуют хлоропласты, поэтому они активно фотосинтезируют.

Луковицы представляют собой видоизмененный побег, имеющий очень короткую продольную ось (рис. 156). Стебель луковицы сильно расширяется и образует *донце*, на котором располагаются толстые и очень сочные листья, охватывающие луковицу со всех сторон. У многих луковичных растений в начале весны бурно развиваются зеленые надземные побеги. Они быстро отцветают и формируют под землей луковицу. В ее сочных листьях в растворенном виде запасаются необходимые вещества, особенно вода, с помощью которой луковичные растения легко переносят сильнейшие и длительные засухи. Луковичные широко распространены в степях, полупустынях и пустынях (например, тюльпаны). Однако их немало и в лесах (подснежники, пролески и др.).

Особым типом видоизмененных побегов являются соцветия. Они развиваются из *вегетативно-генеративных почек* (см. рис. 125-II) и, в отличие от чисто вегетативных побегов, чаще всего обладают ограниченным верхушечным ростом, потому что апикальные меристемы здесь образуют цветки. Поэтому у многолетних растений соцветия отмирают после того, как на них созреют плоды. Соцветия отличаются между собой по ряду признаков. Если апикальная меристема полностью используется для формирования верхушечного цветка, соцветие называют *закрытым*. Если же длительное время сохраняется в деятельном состоянии – *открытым*. В зависимости от наличия листьев различают *фрондозные* (*лат.* frons – облиственная ветвь), или *облиственные* (например, у фуксии), *брактеозные* (с мелкими чешуевидными листьями – прицветниками, или брактеями, как у сирени и ландыша) и *голые* (пастушья сумка) соцветия.

Способ ветвления осей соцветия может быть моноподиальным и симподиальным. Сложные соцветия, ветвящиеся *симподиально*, с плохо выраженной главной осью, называются *цимоидами* (рис. 157). Верхушечный рост у них ограничен, потому что на апексе главной оси рано образуется цветок. В связи с этим

Рис.157. *Цимозные соцветия:*
А – завиток (окопник); Б – извилина (манжетка); В – дихазий – развилина (гвоздичное); Г – плейохазий (молочай) (по В.Х. Тутаюк)

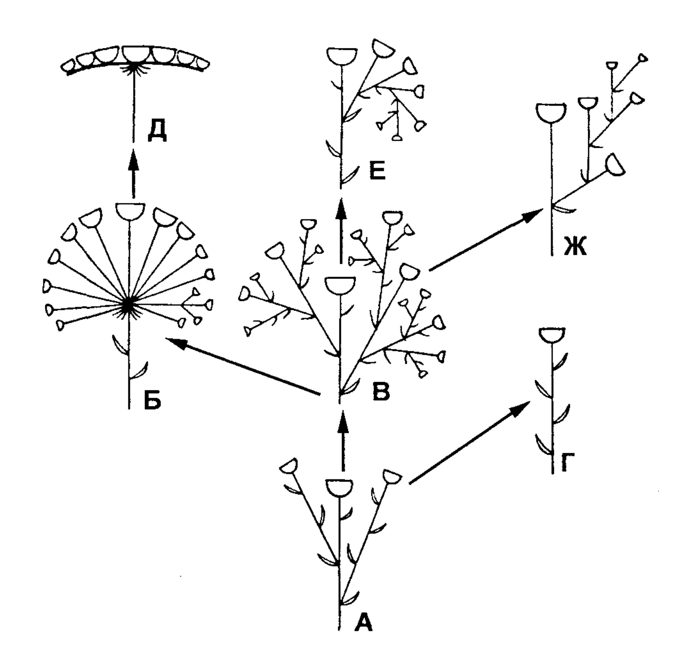


Рис.158. *Схема возможных путей исторического развития верхоцветных соцветий:*
А – простой облиственный верхоцветник; Б – зонтиковидный верхоцветник; В – сложный верхоцветник; Г – одиночный цветок; Д – головчатый верхоцветник; Е – завиток; Ж – извилина (по А. Л. Тахтаджяну)

такие соцветия еще называют *верхоцветными*, или *закрытыми*. В зависимости от числа осей различают три типа цимоидов: *монохазий*, *дихазий* и *плейохазий*.

Монохазий имеет место в случае, когда на каждой предыдущей оси развивается лишь одна ось следующего порядка. Монохазии могут быть выражены в виде *извилины*, когда последующие оси поочередно закладываются справа и слева, или в виде *завитка*, когда последующие оси закладываются лишь с одной стороны. У *дихазиев* на каждой оси имеется по две оси следующего порядка. Наконец, если от каждой оси отходят несколько осей следующей генерации, цимоид называется *плейохазным*. Возможные пути исторического развития цимозных соцветий показаны на рис. 158.

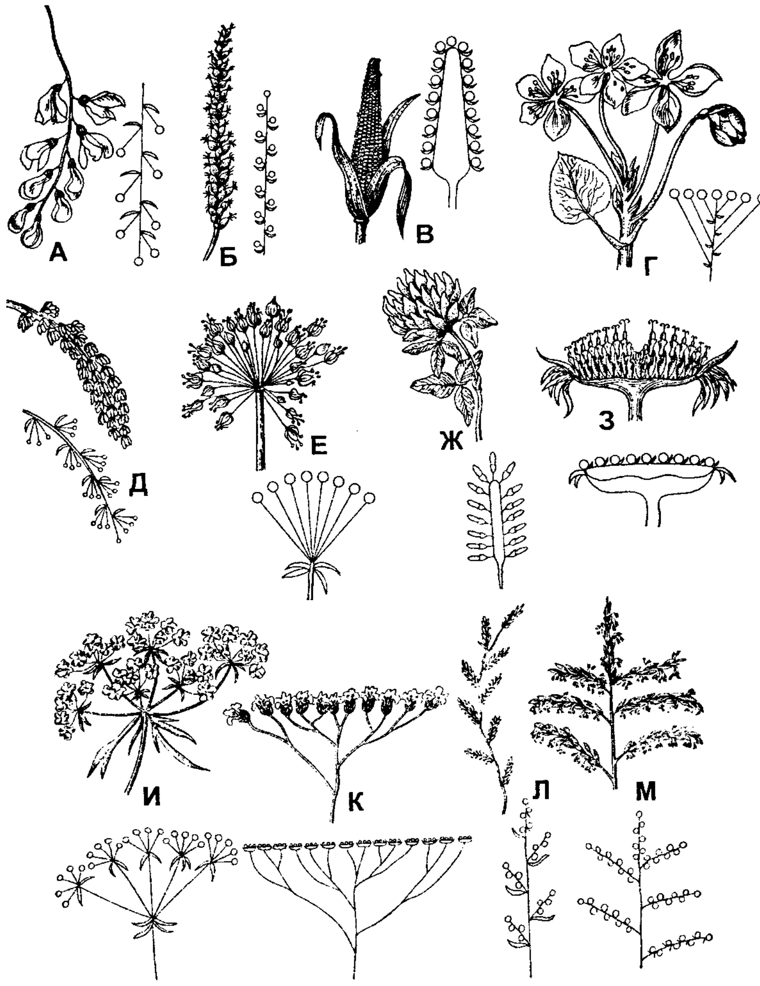


Рис. 159. *Ботрические соцветия:*
А – кисть (акация белая – Robinia pseudoacacia); Б – колос (подорожник большой – Plantago major); В – мясистый колос, початок (кукуруза – Zea mays, женское соцветие); Г – щиток (груша кавказская – Pyrus caucasica); Д – сережка (грецкий орех – Juglans regia, мужское соцветие); Е – простой зонтик (лук репчатый – Allium cepa); Ж – головка (клевер ползучий – Trifolium repens); З – корзинка (подсолнечник обыкновенный – Helianthus annuus и другие сложноцветные); И – сложный зонтик (многие зонтичные); К – сложный щиток, состоящий из корзинок (тысячелистник – виды Achillea); Л – сложный колос (виды плевела – Lolium, пырея – Agropyron); М – сложная кисть – метелка (мужское соцветие кукурузы – Zea mays) (по В. Х. Тутаюк)

Моноподиальные, или *ботрические* (*греч.* botrys – гроздь), соцветия обычно имеют неограниченный верхушечный рост, поэтому их еще называют бокоцветными, или открытыми, соцветиями (рис. 159). У них сохраняется верхушечная точка роста и выражена главная ось соцветия, а боковые ответвления дают цветки, поэтому распускание цветков обычно (но не всегда!) идет акропетально (от основания соцветия к ее верхушке). По степени разветвленности такие соцветия бывают *простыми* и *сложными*. У простых соцветий все цветки располагаются на главной оси, т. е. у них имеются лишь ветви первого и второго порядков. У сложных соцветий главная ось ветвится.

Наиболее распространенным (и самым примитивным) типом простых соцветий является *кисть.* Она представлена более или менее длинной осью, на которой располагаются одиночные цветки с четко выраженными цветоножками. Между собой различные варианты кистей могут различаться наличием или отсутствием апикальных меристем (бывают соответственно открытыми и закрытыми), наличием или отсутствием листьев (соответственно облиственные, брактеозные и голые), а также количеством цветков в соцветии (их может быть всего два или довольно много).

В тех случаях, когда на хорошо выраженной главной оси располагаются цветки с цветоножками разной длины (у нижних они гораздо длиннее, чем у цветков, расположенных выше), но при этом все цветки находятся в одной плоскости, соцветие называется *щитком.* Если у сидящих на удлиненной главной оси цветков отсутствуют цветоножки, соцветие называют *колосом*, или *початком*, если главная ось сильно утолщена. Соцветия с сильно укороченной главной осью могут быть *зонтиком*, если у цветков имеются цветоножки, или *головкой*, если цветоножки не выражены.

Наиболее сложным типом простых соцветий является *корзинка* сложноцветных, у которых цветки располагаются на короткой и уплощенной главной оси.

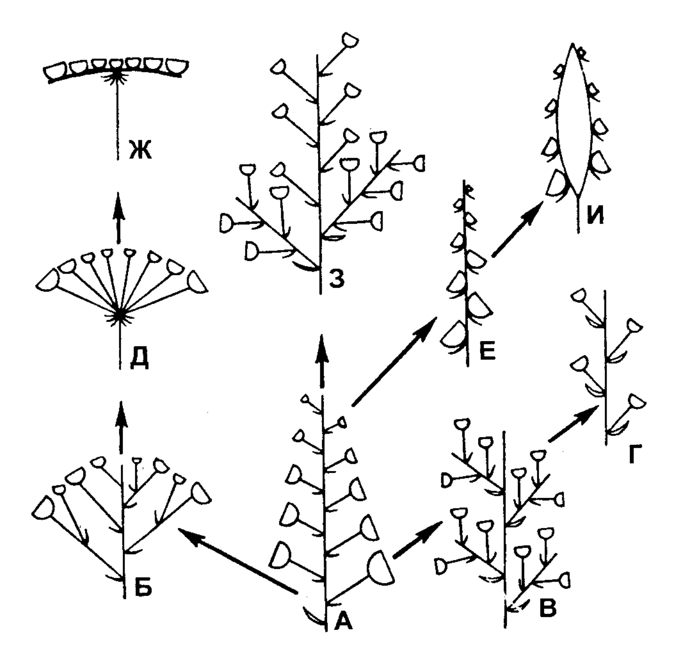


Рис. 160. *Схема возможных путей исторического развития бокоцветных соцветий:*
А – кисть; Б – щиток; В – пазушные кисти; Г – одиночные пазушные цветки; Д – зонтик; Е – колос; Ж – корзинка; З – сложная кисть; И – початок (по А. Л. Тахтаджяну)

С боков и снизу все соцветие окружено видоизмененными верховыми листьями, образующими *обертку*. Часто цветки в корзинке неодинаковые – по периферии располагаются стерильные, но крупные и ярко окрашенные цветки, служащие для привлечения насекомых-опылителей, а ближе к центру лежат генеративные. Обычно первыми распускаются цветки, находящиеся на периферии, а затем процесс идет центростремительно.

Сложные соцветия отличаются от *простых* тем, что у них на главной оси располагаются не отдельные цветки, а дополнительно ветвящиеся оси второго, третьего и последующих порядков, т. е. *элементарные*, или *частные*, соцветия, цветки здесь находятся на концевых осях. Как и простые соцветия, сложные делятся на несколько групп.

Двойные кисти отличаются от *простых* тем, что у них на длинной главной оси располагаются не цветки, а простые кисти. Аналогично выделяют такие соцветия, как *сложный колос*, *сложный зонтик*. Похожие на двойные кисти *метелки* (или *сложные кисти*) ветвятся сильнее, нижние оси у них развиты лучше верхних.

С точки зрения теории эволюции, ботрические соцветия произошли от цимозных. Возможные пути исторического развития цимозных соцветий показаны на рис. 160.

Соцветия, естественно, имеются не у всех групп высших растений, а только у покрытосеменных, у которых они широко распространены. У большого количества цветков, расположенных поблизости, значительно больше шансов быть опыленными, чем у одиночных цветков. Соцветие-корзинка сложноцветных – наиболее прогрессивно развивающегося семейства двудольных растений – имеет вид одиночного цветка с крупными и яркими лепестками, которые образованы стерильными цветками, расположенными на периферии соцветия. Это привлекает насекомых-опылителей, при этом они опыляют не один цветок, а сразу несколько, повышая тем самым выход семян.

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Чем вызвано появление вегетативных органов у наземных растений?
2. Назовите главные вегетативные органы растений.
3. Каково строение молодого корня? Какие функции выполняет каждая из его зон?
4. Какие типы ветвления побега вы знаете?
5. Перечислите морфологические типы побегов.
6. Что такое осевой цилиндр? Его основные типы?
7. Что собой представляет почка? Где и как могут располагаться почки? Какие типы почек вы знаете?
8. Каково внутреннее строение листа у растений, произрастающих в разных условиях?
9. Что такое соцветие? Перечислите типы соцветий.

ФОТОСИНТЕЗ

Жизнь на Земле возможна благодаря световой (главным образом, солнечной) энергии, которая преобразуется в энергию химических связей органических веществ, образующихся в процессе фотосинтеза. Фотосинтезом обладают все растения и некоторые прокариоты (фотосинтезирующие бактерии и синезеленые водоросли – цианобактерии). Организмы, способные к фотосинтезу, называются фототрофами.

У высших растений побег развился как орган воздушного питания. Поэтому, наряду с размножением, его основной функцией является обеспечение всего растительного организма органическими веществами, образованными в процессе *фотосинтеза* (*греч.* phos, photos – свет и synthesis – соединение, сочетание, составление). Этот процесс представляет собой сложную цепь реакций, в результате которых из углерода и водорода, полученных из неорганических источников, образуются органические соединения. Для нормального течения этих реакций необходима энергия. Растения получают ее от падающего света, что и дало название всему процессу. Свет улавливается особыми молекулами, которые получили название *фотосинтетических пигментов* (*лат.* pigmentum – краска). О них следует рассказать подробнее.

ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЕ ПИГМЕНТЫ

Они представлены молекулами, способными поглощать кванты (*нем.* Quantum – количество, *лат.* quantum – сколько) света. Поскольку при этом поглощается свет лишь определенной длины волны, часть световых волн не поглощается, а отражается. В зависимости от спектрального состава отраженного света пигменты приобретают окраску – зеленую, желтую, красную и др. В настоящее время различают три класса фотосинтетических пигментов – *хлорофиллы*, *каротиноиды* и *фикобилины*.

Самым распространенным и наиболее важным фотосинтетическим пигментом является **хлорофилл** (*греч.* chloros – зеленоватый и phyllon – лист), который имеется практически у всех фототрофов (напоминаем, что фототрофами называются автотрофные организмы, способные к фотосинтезу). Хлорофилл неоднороден, насчитывается свыше десятка зеленых пигментов, отличающихся друг от друга атомными группами, присоединенными к пиррольным структурам порфиринового кольца, а также по некоторым другим характеристикам. Поэтому целесообразно начать с химической характеристики хлорофилла и других фотосинтетических пигментов.

Химически хлорофилл представляет собой сложный эфир дикарбоновой кислоты хлорофиллина с двумя спиртами – фитолом и метанолом. Пространственная структура молекулы определяет свойства хлорофилла. Основой является плоское порфириновое ядро, образованное четырьмя пиррольными кольцами, соединенными между собой метиновыми мостиками, с атомом магния в центре (рис. 161). В порфириновом ядре, кроме собственно пиррола, содержатся также его изомер – пирроленин и продукт неполного восстановления пиррола – пирролин (рис. 162). Поскольку в этих циклических соединениях, помимо атомов углерода, присутствует гетероатом (*греч.* heteros – другой) – азот, они называются *гетероциклическими*. Наличие двойных связей позволяет отнести их к ненасыщенным гетероциклам. Атомы углерода, расположенные в гетероцикле рядом с гетероатомом – азотом, обозначаются как α-атомы, а удаленные от него – β-атомы. Поскольку все связи α-углеродных атомов в молекуле хлорофилла заняты в формировании порфиринового кольца, они не определяют специфику различных видов хлорофилла, эту функцию выполняют β-углеродные атомы. Сами атомы азота взаимодействуют с расположенным в центре ядра атомом металла – магнием (отметим, что у близкого по строению гема, входящего в состав гемоглобина, миоглобина или цитохрома, в центре ядра находится атом железа). Так как в порфириновом ядре имеются многочисленные двойные связи,

Рис. 161. *Строение хлорофилла а:* *1, 2, 3, 4 – пиррольные кольца; серым выделено порфириновое ядро с делокализованными π-электронами (пояснения в тексте)*

Гидрофобная часть (остаток фитола – фитил)

там присутствуют делокализованные (более подвижные) π-электроны, которых в ядре насчитывается 18. Позднее мы расскажем о значении таких электронов для фотосинтеза.

Фитол относится к дитерпенам (рис. 163), основу которых составляют остатки изопрена (рис. 164).

Такая структура молекулы определяет свойства хлорофилла – гидрофобный фитольный «хвост» надежно удерживает молекулу в гидрофобной части мембраны тилакоида хлоропласта, а гидрофильное порфириновое ядро обращено к строме хлоропласта. При этом само ядро ориентировано параллельно мембране, в которой находится хлорофилл.

Синтез хлорофилла довольно сложен и включает в себя 15 реакций, которые можно разделить на три этапа. Исходными веществами для синтеза хлорофилла являются глицин и ацетат. На первом этапе образуется δ-аминолевулиновая кислота. На втором этапе происходит синтез одной молекулы протопорфирина из четырех пиррольных колец. Третий этап представляет собой образование и превращение магнийпорфиринов.

Все низшие и высшие растения, а также цианобактерии содержат различные *хлорофиллы типа а*. У высших растений, зеленых и эвгленовых водорослей имеется *хлорофилл b* (он образуется из хлорофилла *a*), который отличается от хлорофилла *a* присутствием формильной группы –СНО, вместо метильной ($-CH_3$) у третьего атома углерода. Бурые и диатомовые водоросли вместо хлорофилла *b* содержат *хлорофилл с*, не имеющий остатка фитола, а красные водоросли – *хлорофилл d*, который отличается от хлорофилла *a* тем, что при углеродном атоме 2 порфиринового кольца вместо винильной группы имеется формильный радикал (рис. 165). Хлорофиллы бактерий имеют некоторые специфические особенности и называются *бактериохлорофиллами* (рис. 166).

I II III

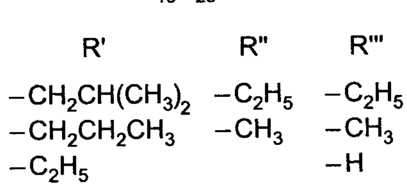
Рис. 162. *Порфирины:* *I – пиррол; II – пирроленин; III – пирролин*

Рис. 163. *Фитол*

Молекулы хлорофиллов способны, взаимодействуя друг с другом и молекулами белков, создавать агрегированные формы, различающиеся по длине волн поглощенного света. Хлорофилл *a* имеет два четко выраженных максимума поглощения – 660 – 663 нм и 428 – 430 нм. Хлорофилл *b* поглощает более короткие волны в красной части спектра и более длинные в синей. Его максимумы поглощения будут 642 – 644 нм и 452 – 455 нм соответственно. Все хлорофиллы слабо поглощают желтый и оранжевый свет, а зеленый они отражают, что и определяет зеленую окраску этого класса пигментов (рис. 167).

Рис. 164. *Изопрен*

Рис. 165. *Хлорофилл b (I); хлорофилл d (II)*



R'	R''	R'''
$-CH_2CH(CH_3)_2$	$-C_2H_5$	$-C_2H_5$
$-CH_2CH_2CH_3$	$-CH_3$	$-CH_3$
$-C_2H_5$		$-H$

Рис. 166. *Бактериохлорофиллы*

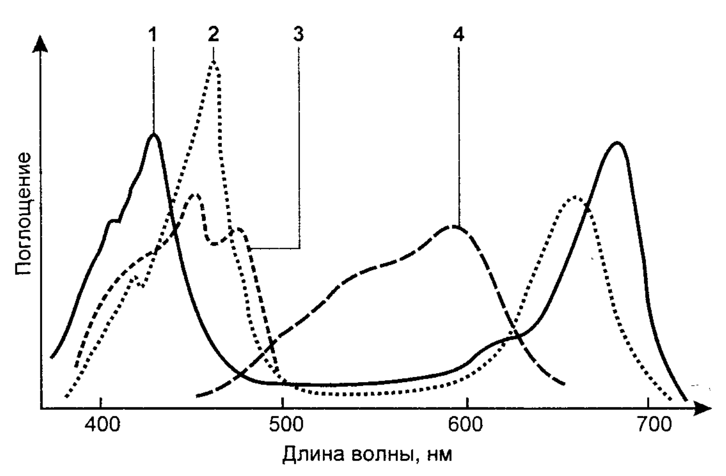


Рис. 167. *Спектры поглощения пигментов хлоропластов: 1 – хлорофилл a; 2 – хлорофилл b; 3 – β-каротин; 4 – фикобелины*

Бактериохлорофиллы отличаются от прочих типов хлорофиллов тем, что способны поглощать красный свет гораздо большей длины, чем хлорофиллы растений. Так, бактериохлорофилл зеленых бактерий утилизирует волны длиной 850 нм, бактериохлорофилл *a* пурпурных бактерий до 900 нм, а бактериохлорофилл *b* пурпурных бактерий – до 1100 нм (рис. 168). Это обстоятельство позволяет бактериям, особенно пурпурным, активно расти при наличии лишь не видимых человеческим глазом инфракрасных лучей.

Другую обязательную группу фотосинтетических пигментов образуют каротиноиды (*лат.* carota – морковь). Эти жирорастворимые пигменты могут иметь различную окраску – от желтой до красной. Они содержатся во всех окрашенных пластидах (хлоропластах и хромопластах) растений. Причем в зеленых частях растений хлорофилл маскирует каротиноиды, делая их незаметными до наступления холодов. Осенью зеленые пигменты разрушаются, и каротиноиды становятся хорошо заметными, определяя окраску осенних листьев.

Кроме растений, каротиноиды синтезируют фототрофные бактерии и, как это ни странно, грибы, которые

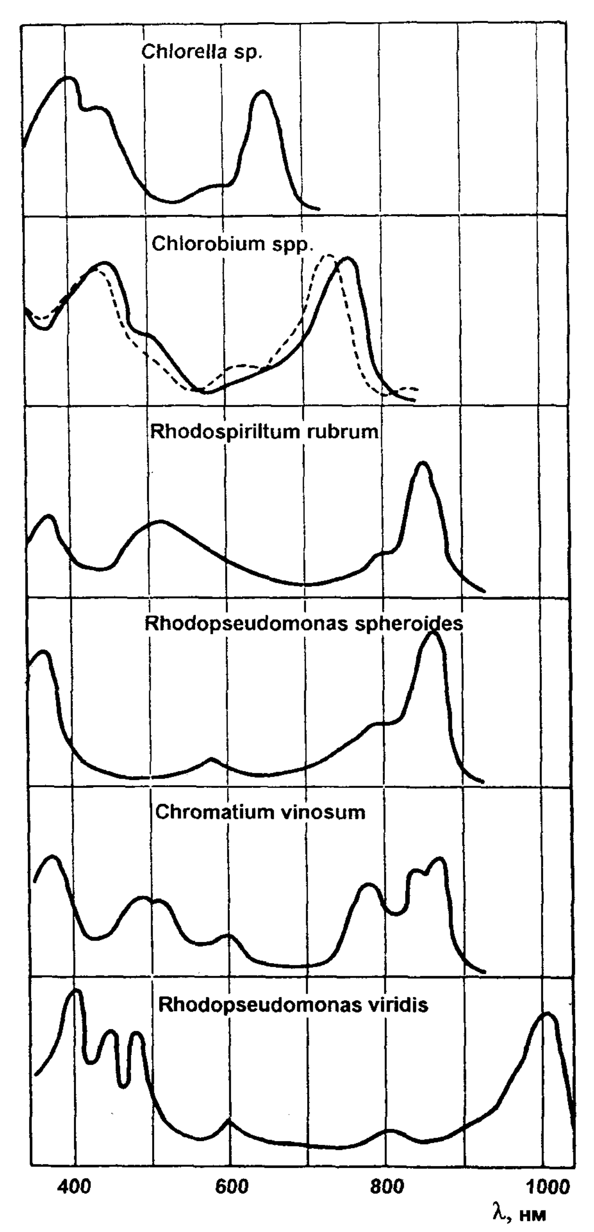


Рис. 168. *Спектры поглощения клеток водорослей (Chlorella), зеленых и пурпурных бактерий*

по своей природе являются типичными гетеротрофами. Животные используют некоторые каротиноиды, однако, будучи не в состоянии производить их самостоятельно, нуждаются в поступлении этих соединений извне.

Каротиноиды подразделяют на две группы. В первую входят *каротины*, имеющие оранжевую или красную окраску. Вторую группу образуют *ксантофиллы*, окрашенные в желтый цвет. Химически все каротиноиды представляют собой производные изопрена (см. рис. 164). Молекулы часто имеют симметрию или близки к ней. Структура молекул может быть ациклической (т.е. не иметь замкнутых колец), моноциклической и бициклической (рис. 169). Эта характеристика интересна с точки зрения систематики. Так, у пурпурных бактерий имеются только ациклические каротиноиды, у зеленых бактерий, в основном, моноциклические, а у высших растений – только бициклические.

Полагают, что каротиноиды в растительном организме выполняют ряд функций, среди которых наиболее очевидными являются следующие: участие в фотосинтезе в качестве дополнительных пигментов антенных комплексов. Они способны поглощать свет, не доступный для других пигментов, и передавать его хлорофиллам. Кроме того, каротиноиды ослабляют фотоокисление хлорофилла в присутствии кислорода.

Третьей группой фотосинтетических пигментов являются *фикобилины* (*греч.* phykos – водоросль и *лат.* bilis – желчь), которые присутствуют у некоторых водорослей (красных) и цианобактерий. Отдельными молекулами фикобилины, как правило, не представлены, а образуют комплексы с белками, с которыми они, в отличие от хлорофиллов, связаны прочными ковалентными связями. Комплексы таких пигментов с белками называются *фикобилипротеидами* (хромопротеидами), в которых пигменты представляют хромофорные группы, образованные тетрапирролами (но здесь, в отличие от хлорофиллов, четыре пиррола не образуют замкнутого кольца, а расположены линейно, кроме того, в молекуле отсутствует магний) (рис. 170).

Рис. 169. *Структурные формулы каротиноидов:*
I – бициклические (β-каротин); II – моноциклические (хлоробактин); III – ациклические (ликопин)

Рис. 170. *Структурные формулы фикобилинов:*
I – фикоцианобилин; II – фикоэритробилин

Фикобилипротеиды делят на три группы. Первую образуют *фикоэритрины* (*греч.* phykos – водоросль и erythros – красный) – красные белки, поглощающие свет с длиной волны 498 – 568 нм. Вторую – *фикоцианины* (*греч.* phykos – водоросль и kyanos – лазурный), имеющие синеватый цвет; они поглощают свет с длиной волны 585 – 630 нм. В третью группу включены синие хромопротеиды – *аллофикоцианины*, поглощающие свет с длиной волны 585 – 650 нм.

Фикобилины, вместо хлорофилла *b*, входят в состав пигментов светособирающего комплекса, где поглощают свет и передают энергию хлорофиллу реакционных центров (подробнее об этом будет рассказано ниже). Удобство использования в этом качестве фикобилинов очевидно, потому что они поглощают оранжевые, желтые и зеленые лучи, которые хлорофилл поглощает слабо или не поглощает вовсе. Особенно это важно для водорослей, поскольку длинноволновый свет не способен

проникать сквозь толщу воды даже на небольшую глубину (например, в морской воде красные лучи полностью исчезают на глубине 34 м).

Таким образом, сообща различные пигменты поглощают практически весь спектр световых лучей.

Рассмотрим возможные пути передачи энергии. Напомним, что *согласно первому закону термодинамики энергия не может исчезать или возникать ниоткуда – она может лишь переходить из одного состояния в другое. Согласно второму закону термодинамики часть энергии в процессе такого перехода теряется в виде тепла из-за энтропии, причем величина энтропии возрастает при необратимых процессах (например, теплопроводность, диффузия) и остается постоянной при обратимых.* Поэтому при межмолекулярной передаче молекула всегда отдает большее количество энергии, чем ее в итоге получает молекула-акцептор.

Величина энергии электрона определяет расстояние от него до ядра – чем меньше энергия электрона, тем ближе он к ядру, и наоборот. Любому энергетическому состоянию электрона соответствует определенный энергетический уровень (квантовый слой), характеризуемый главным квантовым числом *n*, которое имеет значения от единицы до бесконечности. Соответственно электрон, будучи на первом уровне, обладает минимальной энергией и максимально близок к ядру, а находясь на наиболее удаленном уровне, обладает максимальной энергией. При переходе на более далекий уровень электрон поглощает энергию, а при возврате на более близкий – выделяет в виде порций (квантов).

Согласно сказанному выше электроны молекул пигментов, поглотив энергию, переходят на более высокий энергетический уровень, т. е. становятся возбужденными. Однако рано или поздно они возвращаются на свой исходный (стационарный) уровень, выделив энергию, полученную ранее при возбуждении. При этом возможно три пути (рис. 171). В первом случае электрон, возвращаясь на стационарный уровень, отдает энергию в виде тепла, повышая тем самым уровень энтропии.

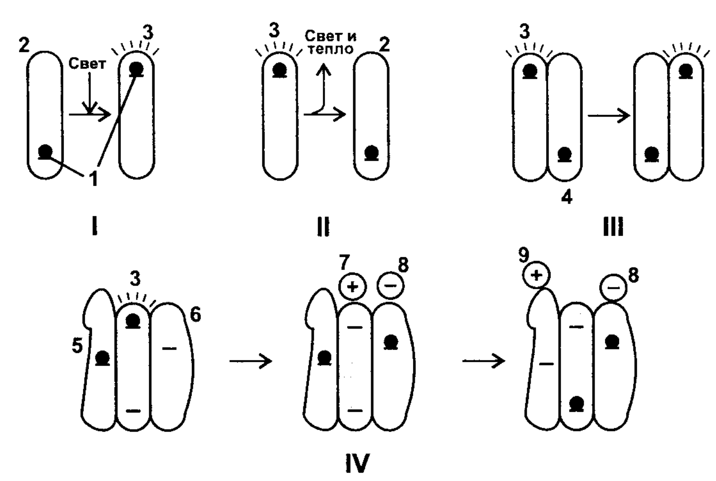


Рис. 171. *Три возможных пути возвращения активированного хлорофилла (молекулы, содержащей высокоэнергетический электрон) в исходное невозбужденное состояние:*
I – возбуждение; II – IV – пути возвращения в исходное состояние [II – лучистая энергия, поглощенная изолированной молекулой хлорофилла, полностью высвобождается в виде света (флуоресценция) и тепла; при фотосинтезе хлорофилл передает свою энергию другой молекуле в антенном комплексе (III – резонансная передача энергии) или отдает возбужденный электрон в реакционном центре (IV – последовательная передача электрона)]; 1 – электрон; 2 – невозбужденная молекула хлорофилла; 3 – возбужденная молекула хлорофилла; 4 – соседняя молекула хлорофилла; 5 – донор электрона; 6 – акцептор электрона; 7 – окисленный хлорофилл; 8 – восстановленный акцептор; 9 – окисленный донор (по Б. Албертсу и соавт., с изменениями и дополнениями)

Результатом этого будет усиление теплового движения молекул. Во втором случае испускаемая возбужденным электроном энергия поглощается рядом расположенным (на расстоянии до 10 нм) электроном, который, поглотив эту энергию, тоже возбуждается и переходит на более высокий уровень, отдаляясь от ядра атома. Этот процесс получил название *резонансной передачи энергии* (см. рис. 171-III). Напоминаем, что согласно второму закону термодинамики энергетический уровень возбужденного соседнего электрона, получившего энергию посредством резонансной передачи, всегда будет ниже того уровня, на котором находился электрон, отдавший энергию при возвращении на стационарный уровень. Наконец в третьем случае возбужденный электрон оказывается столь далеко

от ядра атома, что связь между ними становится непрочной, и электрон покидает эту молекулу, переходя на другую (рис. 171-IV).

Понятно, что первый путь для фотосинтеза не имеет значения, поскольку он ведет к полной потере полученной энергии в виде тепла, тогда как второй и третий пути представляют собой два способа полезного переноса энергии. *Все фотосинтетические пигменты обладают способностью к резонансной передаче энергии*, поэтому они являются вспомогательными пигментами, и только электроны хлорофилла способны, возбуждаясь, переходить на другую молекулу-акцептор. При этом источником энергии, которая переводит электроны в возбужденное состояние, является свет, поэтому всю совокупность процессов, основанных на энергии возбужденного светом электрона, называют фотосинтезом.

Известно, что свет представляет собой поток квантов в виде волн определенной длины. От частоты колебания электромагнитных волн зависит величина их энергии, которая максимальна у коротких волн и минимальна у длинных (табл. 2). Как мы уже говорили, молекула хлорофилла, поглотив порцию (*квант*) света, переходит в несколько иное по сравнению с обычным состояние, которое называют возбужденным. Это состояние отличается от тепловой активации молекул, поскольку каждый квант возбуждает лишь одну молекулу хлорофилла, передавая ей свою энергию. При этом

Таблица 2

Длины волн и энергии фотонов различных участков спектра

Длина волны, нм	Энергия фотонов	
	кДж	эВ (электрон-вольты)
350	342,06	3,54
400	299,36	3,10
450	265,86	2,76
500	239,48	2,48
550	217,71	2,25
600	199,71	2,07
650	184,22	1,91
700	170,82	1,77

квант поглощается не всей молекулой хлорофилла, а лишь одним из ее электронов, причем наиболее легко активируются электроны, находящиеся в порфириновом кольце хлорофилла. Поглотивший квант света электрон временно переходит со своего основного энергетического уровня на более высокий. При этом на основном уровне место перешедшего электрона остается вакантным (появляется электронная «дырка») и вся молекула становится возбужденной.

Время нахождения электрона на верхнем энергетическом уровне очень ограничено и зависит от некоторых обстоятельств. Прежде всего от знака спина электрона и характера ковалентных связей между атомами в молекуле. Напомним, что спин (*англ.* spin – вращаться) показывает механический момент вращения электрона вокруг собственной оси и обозначается спиновым квантовым числом m_s, которое может иметь значение $-1/2$ и $+1/2$. При этом электроны, имеющие одинаковое направление спина, называются параллельными, а разное – антипараллельными.

В тех случаях, когда атомы связаны одинарными ковалентными связями (такие молекулы называются насыщенными), для активации электронов необходимы кванты с высоким уровнем энергии – ультрафиолетовые лучи или лучи Рентгена. Это происходит потому, что одинарные ковалентные связи образуют два s-электрона, формирующих высокую электронную плотность по линии связи (рис. 172), – это σ-связи. Если при этом возбудившийся электрон не изменяет свой спин, время его нахождения на высоком энергетическом уровне составляет всего 10^{-14} сек., после чего электрон вновь возвращается на свой исходный основной уровень.

В ненасыщенных молекулах, имеющих сопряженные двойные связи, кроме σ-электронов, образующих жесткий скелет локализованных связей, присутствуют еще p-электроны (например, в молекуле этилена между атомами углерода образуется одна σ-связь и одна π-связь). В отличие от σ-связи, π-связь имеет место в случае перекрывания атомных орбиталей по обе стороны

оси, соединяющей ядра связанных атомов (рис. 173). Такие электроны не привязаны к какой-нибудь отдельной связи, а совместно образуют подвижную систему, которая распространяется по всему скелету двойных связей. Они называются *делокализованными*, их облака пространственно обширнее s-электронов, и поэтому они значительно слабее связаны с ядрами атомов. Для возбуждения делокализованных электронов требуется меньшее количество энергии, причем энергетические затраты еще в большей степени снижаются при повышении длины сопряженных двойных связей или при наличии системы циклически замкнутых сопряженных двойных связей.

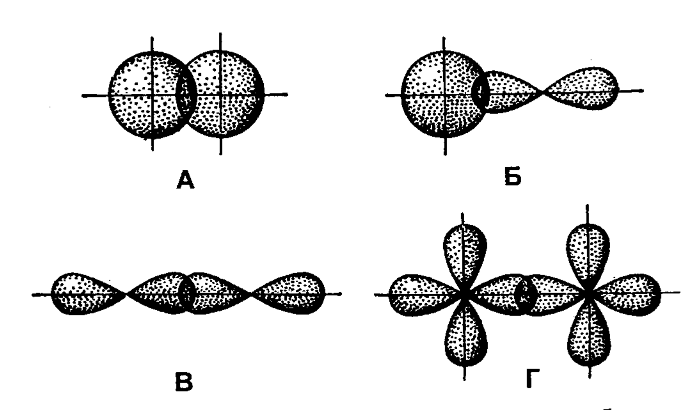


Рис. 172. *Перекрывание различных электронных облаков при образовании σ-связи:*
А – s-s-облака; Б – s-p-облака; В – p-p-облака; Г – d-d-облака

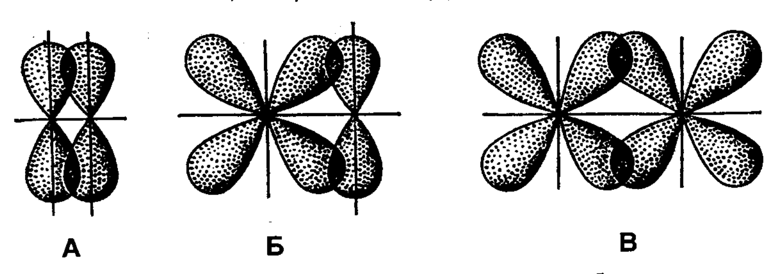


Рис. 173. *Перекрывание электронных облаков при образовании π-связи:*
А – p-p-облака; Б – d-p-облака; В – d-d-облака

Напомним, что в молекуле хлорофилла имеется *порфириновое кольцо*, образованное девятью парами чередующихся между собой двойных и одинарных связей с восемнадцатью делокализованными π-электронами (см. рис. 161). Эти электроны значительно дольше находятся в возбужденном состоянии и возвращаются на основной энергетический уровень приблизительно через 10^{-9} сек. Если при этом вдобавок изменится знак спина электрона, последний может задержаться на высоком энергетическом уровне еще дольше – до 0,01 сек. и даже больше. Все объясняется тем, что согласно принципу Паули на одном уровне одновременно не могут находиться два электрона с одинаковым значением спина, поэтому возбужденный электрон не может вернуться «домой», пока не примет прежнее вращение, т. е. ему необходимо восстановить свой знак спина.

Если возбужденный электрон не изменяет спин, его состояние называют *синглетным* (*англ.* single – один, единственный), потому что при анализе спектра поглощения такому переходу электрона соответствует одна линия. Такое состояние обозначают символом S*. В случае, когда электрон при переходе на более высокий энергетический уровень изменяет знак спина, его состояние называют *триплетным*, потому что при анализе в спектре присутствуют три линии, и его принято обозначать символом T*.

Возврат электрона на исходный уровень сопровождается выделением энергии в виде тепла, или же она высвечивается в виде кванта света с длиной волны всегда бóльшей (правило Стокса), чем у поглощенного кванта света. Напоминаем, что длинные волны обладают меньшей энергией, чем короткие, поэтому хлорофилл поглощает синий и красный свет, а излучает только длинноволновый красный. Свечение хлорофилла, вызванное выделением избыточной энергии при возвращении его на нормальный энергетический уровень, называется *флуоресценцией* (*лат.* fluor – течение). Этот процесс имеет место в тех случаях, когда электрон не изменяет свой спин. Если знак спина меняется на противоположный и возбужденная молекула переходит

в триплетное состояние, то обретение ею нормального состояния значительно задерживается во времени по причинам, которые были описаны выше. Поскольку уровень T* расположен несколько ниже S*, этот процесс сопровождается излучением кванта с еще большей длиной волны, чем при флуоресценции. Такое более слабое свечение называется *фосфоресценцией* (*греч.* phos – свет и phoros – несущий).

Количество фиксированных молекул углекислого газа в расчете на единицу поглощенной энергии определяет энергетическую эффективность фотосинтеза. Как мы уже говорили, у основного фотосинтетического пигмента хлорофилла имеются два пика поглощения света – в синей и красной, а также частично в инфракрасной частях спектра. Солнце излучает максимальное количество квантов длинноволновой части спектра, и следует отметить, что энергетическая эффективность таких лучей почти вдвое выше, чем синих, потому что при поглощении высоко энергетически насыщенных коротких волн происходит тепловое рассеивание значительной части энергии.

Итак, *в основе всех энергетических процессов, которые происходят в живых организмах, лежит энергия возбужденного электрона хлорофилла, которую он получает, поглощая квант света*. Теперь настало время проследить путь этого электрона, причем, как мы увидим позже, он в прямом смысле этого слова может быть весьма извилистым.

СТРОЕНИЕ ФОТОСИСТЕМ

Еще в середине XX в. **Роберт Эмерсон** обнаружил, что если одноклеточную водоросль хлореллу одновременно освещать коротковолновым и длинноволновым красным светом, эффективность фотосинтеза гораздо выше, чем при освещении только одной частью спектра. Это свойство, названное в честь автора *эффектом усиления Эмерсона*, навело исследователей на мысль, что в хлоропластах одновременно функционируют две взаимосвязанные пигментные системы. Это предположение позднее подтвердилось, когда в мембранах тилакоидов хлоропластов были обнаружены комплексы молекул, названные *фотосистемой I* и *фотосистемой II*. Они совместно обеспечивают трансформацию световой энергии в удобную для использования живыми организмами энергию химических связей.

Каждая из фотосистем имеет *реакционный центр* (рис. 174), который образован пронизывающими насквозь мембрану тилакоида белками, ассоциированными с хлорофиллом (напомним, что комплекс молекулы белка с пигментом называется хромопротеидом). Пигменты реакционного центра способны поглощать энергию света, которая переводит электроны в неустойчивое возбужденное состояние, в результате чего они покидают молекулу хлорофилла и переходят на расположенные поблизости молекулы-переносчики. Это говорит о том, что находящийся в реакционном центре хлорофилл способен осуществлять фотохимические реакции.

Вторым обязательным компонентом фотосистемы является *антенный комплекс*. В нем также имеется

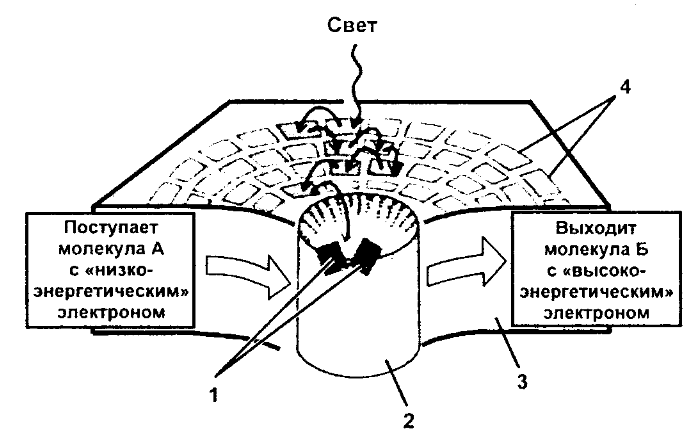


Рис. 174. *Схема устройства фотосистемы:*
1 – «специальная пара» молекул хлорофилла в реакционном центре; 2 – реакционный центр белково-пигментного комплекса; 3 – мембрана тилакоида; 4 – молекулы хлорофилла в антенном белковом комплексе (по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)

хлорофилл, причем на его долю приходится до 60% общего количества хлорофилла тилакоидных мембран. Специальные исследования показали, что на один реакционный центр приходится 200 – 400 молекул хлорофилла, расположенных в антенных комплексах. Кроме хлорофилла *а*, здесь присутствуют еще и дополнительные пигменты – хлорофилл *в*, каротиноиды и фикобилины. Их роль заключается в улавливании света с длиной волн, не доступной для хлорофилла *а*. Следует отметить, что молекулы пигментов антенных комплексов, пребывая в возбужденном состоянии (в результате поглощения энергии фотона), не осуществляют фотохимических реакций, зато они эффективно передают полученную энергию по цепи хлорофиллу реакционного центра. Направление переноса энергии (электроны здесь не передаются) в антенных комплексах всегда ориентировано от пигментов, поглощающих самую короткую часть спектра (каротиноидов), к более «длинноволновым» пигментам. Как мы уже говорили, такой процесс получил название резонансной передачи энергии. При этом резонансная передача энергии, осуществляемая между одинаковыми молекулами хлорофилла, получила название *гомогенной*, если же энергия переносится на другой тип пигмента перенос называется *гетерогенным*.

Рассмотрим устройство фотосистемы I. Считается, что сторически она возникла раньше фотосистемы II и в настоящее время имеется практически у всех фотосинтезирующих организмов, включая способных к фотосинтезу бактерий (у последних отсутствует фотосистема II и, следовательно, не происходит разложения воды и выделения кислорода). В состав реакционного центра этой фотосистемы входят хромопротеиды, содержащие самую длинноволновую форму хлорофилла (его сокращенно обозначают как $П_{700}$, показывая тем самым длину волны, которую способен поглощать конкретный пигмент). Антенный комплекс этой фотосистемы включает в себя 110 молекул хлорофиллов группы *а*, имеющих максимумы поглощения от 675 до 695 нм.

Согласно теории эволюции фотосистема II в процессе исторического развития появилась позже. На современном этапе она присутствует у всех зеленых растений, а также у синезеленых водорослей. Белковые комплексы фотосистемы II включают в себя несколько более коротковолновые формы хлорофилла. Реакционный центр содержит более коротковолновую форму хлорофилла *а* – $П_{680}$. В антенном комплексе имеются хлорофиллы $a_{670\text{-}683}$.

Кроме того, в мембранах тилакоидов находятся непосредственно связанные с фотосистемой II светособирающие белковые комплексы, в которых присутствуют хлорофиллы $a_{660\text{-}675}$, а также хлорофилл $в_{650}$ (несколько в большем количестве, чем хлорофилл *а*) и каротиноиды.

Весьма сложные и разнообразные реакции фотосинтеза, в основе которых лежат фотохимические процессы, в конечном итоге преобразуют энергию света в химическую. Однако наличие света необходимо отнюдь не для всех этапов, а лишь вначале, поэтому в фотосинтезе выделяют *световую* и *темновую* стадии.

СВЕТОВАЯ СТАДИЯ ФОТОСИНТЕЗА

На этом этапе происходит поглощение световой энергии пигментами, молекулы которых при этом возбуждаются и осуществляют первичные фотохимические реакции. Образовавшиеся в световой стадии продукты включаются в последовательную серию химических реакций, в результате которых появляются относительно крупные органические молекулы, несущие в своих химических связях «законсервированную» энергию света. Такие реакции не нуждаются в освещении, и поэтому эту стадию назвали темновой (разумеется, это вовсе не означает, что такие реакции идут исключительно в темноте, просто для их осуществления не нужен свет).

Напомним, что молекулы антенных комплексов обеих фотосистем транспортируют только энергию посредством резонансной (*фр.* resonance, *лат.* resonans – дающий звук) передачи, но не заряженные частицы. Принцип резонансной передачи энергии состоит в том,

что возбужденный электрон, возвращаясь на стационарный энергетический уровень, выделяет энергию, которая возбуждает соседний электрон. При этом часть энергии рассеивается, и соседний электрон получает энергии меньше, чем ее выделилось. Таким образом, на молекулы хлорофиллов реакционных центров пигменты антенных комплексов передают лишь часть поглощенной энергии света. Однако и этого оказывается достаточным, чтобы электрон хлорофилла перешел в возбужденное состояние.

Непосредственно фотохимические реакции осуществляют реакционные центры фотосистем. Для лучшего понимания всего процесса удобно начать с фотосистемы II. Первичным донором электронов в фотосистеме II является хлорофилл $П_{680}$ (табл. 3). Поскольку он находится в димерном состоянии, поглощаются два кванта, которые, в свою очередь, активируют два электрона. Затем возбужденные электроны попадают на первичный акцептор, им является *феофетин*, образующийся в результате замещения в молекуле хлорофилла магния водородом. В дальнейшем заряженный электрон будет передаваться по цепи переносчиков, каждый раз закономерно теряя часть своей энергии. Следующим акцептором является содержащий железо первичный пластохинон фотосистемы II – QA, затем вторичный пластохинон QB, который связывается с пластохиноном PQ. Этот акцептор способен переносить электроны через гидрофобную липидную фазу мембраны тилакоида и передавать их на содержащий по два атома железа и серы белок FeSR (железосерный белок Риске). Отсюда электроны передаются на принадлежащий цитохромному комплексу $b_6 - f$ цитохром f, а затем на содержащий медь белок пластоцианин. Этот переносчик должен будет передать электрон хлорофиллу фотосистемы I, которой для максимальной продуктивности фотосинтеза необходимо работать согласовано с фотосистемой II (рис. 175).

Поэтому для последовательного продолжения цепи реакций должна включиться фотосистема I. Содержащийся в ее реакционном центре хлорофилл $П_{700}$,

Таблица 3

Компоненты электронтранспортной цепи в хлоропластах и их стандартные окислительно-восстановительные потенциалы (E'_0)
(по В. В. Полевому)

Компоненты	Характеристика	E'_0, В
	Фотосистема I	
A_1	Мономерная форма хлорофилла a_{695} – первичный акцептор электронов ФС I	–0,73
A_2, A_B	Железосерные белки (FeS) – вторичные акцепторы электронов, содержащие 4Fe и 4S	–0,50…–0,55
Фд	Ферредоксин – водорастворимый белок, содержащий железосерные центры	–0,42…–0,43
	Цис – S, S, S – Цис; Fe, Fe; Цис – S, S, S – Цис	
FAD (редуктаза)	Ферредоксин: NADP-оксидоредуктаза с FAD в качестве кофермента	–0,36
$NADP^+$	Никотинамидадениндинуклеотидфосфат окисленный	–0,32…–0,36
$П_{700}$	Хлорофилл *a* (димер) с максимумом поглощения 700 нм – реакционный центр	+0,40…+0,45
	Комплекс цитохромов $b_6 - f$	
b_6	Цит. b_{563} (гемопротеин)	–0,18…+0,1
Q_C, Q_Z	Участки связывания пластохинона в комплексе цит. $b_6 - f$	
FeS_R	Железосерный белок Риске (2Fe 2S)	+0,32
Цит. *f*	Цитохром *f* – гемопротеин	+0,365…+0,4
Пц	Пластоцианин – водорастворимый медьсодержащий белок, переносчик e^-	+0,37
	Фотосистема II	
S	Белковый комплекс связывания H_2O и выделения O_2 (S-система). Содержит кластер из четырех атомов Mn на каждый реакционный центр. Нуждается в присутствии Cl^- и Ca^{2+}	+0,8
Z	Быстрый донор электронов к $П_{680}$, содержит два прочно связанных атома Mn	
$П_{680}$	Хлорофилл *a* с максимумом поглощения 680 нм – реакционный центр	+1,12
Цит. b_{559}	Гемопротеин	+0,365…+0,4
Фф	Феофетин *a* – первичный акцептор e^- в ФС II	–0,61
Q_A	Первичный пластохинон ФС II, ассоциированный с атомом железа	–0,13…–0,30
Q_B	Вторичный пластохинон ФС II (место связывания PQ)	–0,01
PQ/PQH_2	Пул пластохинонов – липидорастворимых переносчиков e^- и H^+	0…+0,10
	O; H_3C-; H_3C-; $-(CH_2-CH=C(CH_3)-CH_2)_9H$; O	

поглощая два кванта света с несколько большей длиной волны, чем хлорофилл фотосистемы II, возбуждается и соответственно теряет два электрона. Следовательно, именно этот пигмент является первичным донором электронов в фотосистеме I. Они захватываются хлорофиллом *a*, находящимся в мономерном состоянии A1. После этого электроны перемещаются по следующей цепи переносчиков: железосерные белки A_2 и A_B (в отличие от железосерных белков фотосистемы II здесь содержится по 4Fe и 4S), растворимый в воде железосерный белок ферредоксин и, наконец, NADP-оксидоредуктаза, которая восстанавливает $NADP^+$ до NADPH.

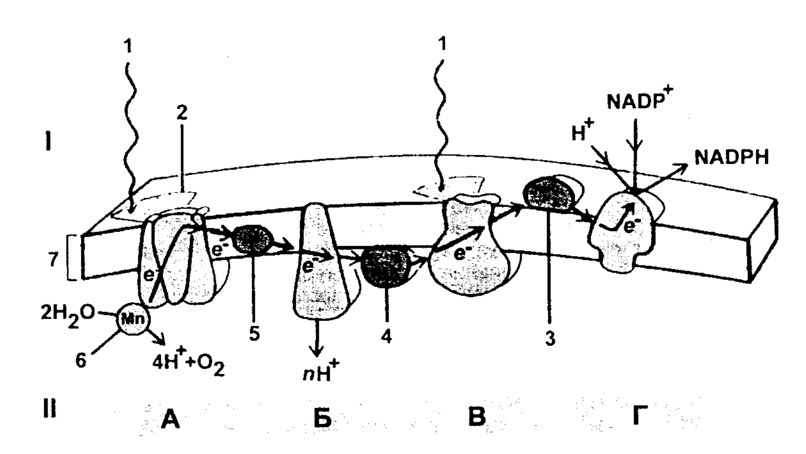


Рис. 175. *Перенос электронов в процессе фотосинтеза в тилакоидной мембране.*

Подвижными переносчиками электронов в этой цепи служат пластохинон (очень сходный с убихиноном митохондрий), пластоцианин (небольшой медьсодержащий белок) и ферредоксин (небольшой белок, содержащий железосерный центр). Комплекс b_6-f очень похож на комплекс b-c_1 митохондрий и комплекс b-c бактерий: все три комплекса принимают электроны от хинонов и перекачивают протоны. Обращаем внимание, что протоны, высвобождаемые при окислении воды, и протоны, захватываемые при образовании NADPH, тоже участвуют в создании электрохимического протонного градиента, доставляющего энергию для синтеза ATP. I – строма; II – тилакоидное пространство; А – фотосистема II; Б – комплекс b_6-f; В – фотосистема I; Г – NADP-редуктаза; 1 – свет; 2 – антенный комплекс; 3 – ферредоксин; 4 – пластоцианин; 5 – пластохинон; 6 – фермент, расщепляющий воду; 7 – тилакоидная мембрана (по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)

После усвоения этих данных у читателя вполне естественно возникает вопрос: из каких же источников возмещается дефицит электронов, которые теряются хлорофиллом реакционных центров обеих фотосистем в результате возбуждения, вызванного поглощением квантов света? В фотосистеме I все достаточно просто – утраченные электроны поступают от водорастворимого белка пластоцианина, который является одним из переносчиков электронов от фотосистемы II (этот содержащий медь белок упоминался выше).

В фотосистеме II электронные «дырки» заполняются электронами, которые добываются, по-видимому, из ионов OH^- в результате разложения молекул воды. Этот процесс еще изучен не до конца. Известно, что в нем участвуют белковые комплексы, содержащие атомы марганца. Для успешного осуществления реакции разложения воды необходимо присутствие ионов кальция и хлора. Образовавшийся при этом кислород не нужен для фотосинтетических реакций, поэтому он выводится сначала из хлоропласта, а затем через межклетники и устьица из растения вовсе. Напомним, что первоначально атмосфера Земли практически не содержала молекулярного кислорода в свободном состоянии, и почти весь кислород нынешнего воздуха был образован в результате фотосинтетической деятельности зеленых растений.

Оценивая энергетическую значимость описанных выше процессов, необходимо помнить, что хлорофилл фотосистемы II, с которого и начинается транспорт, в результате возбуждения теряет электрон, находящийся на высоком энергетическом уровне (возбужденный электрон), а взамен получает «нормальный» электрон, не содержащий избыточной энергии.

Описанный путь переноса электрона по двум фотосистемам из-за своей зигзагообразности (в силу того, что молекулы-переносчики электрона погружены в мембрану тилакоида на разную глубину) называется Z-схемой, или *нециклическим транспортом электронов* (рис. 176). Его результатом будет появление NADPH, разложение воды и выделение кислорода, а также

фотофосфорилирование, при котором энергия возбужденного электрона используется для присоединения неорганического фосфата к ADP, т. е. синтезу ATP.

Кроме нециклического, в мембранах тилакоидов осуществляется еще и *циклический транспорт электронов* (рис. 177). Он, в отличие от нециклического транспорта, идет лишь в фотосистеме I. Его результатом будет синтез ATP, а NADPH при этом не образуется. Здесь заряженные электроны схематически передаются по цепи переносчиков следующим образом.

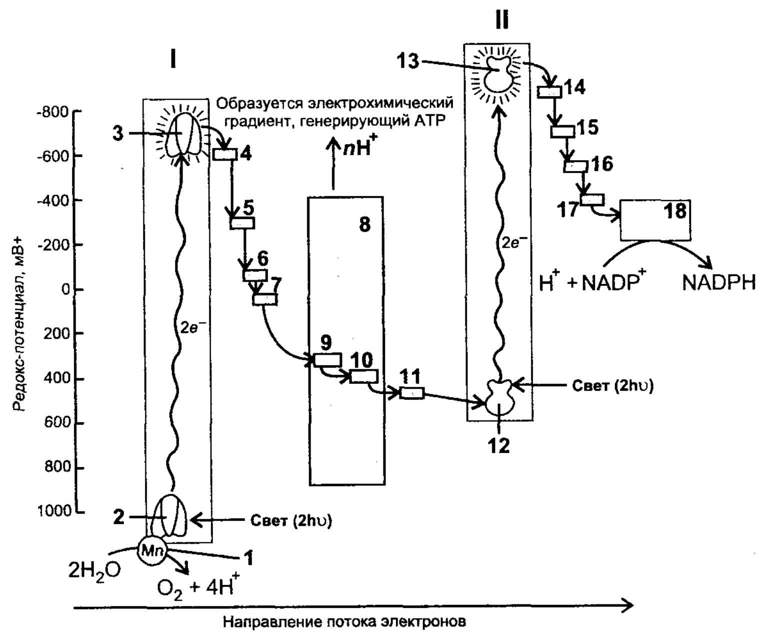


Рис. 176. *Схема нециклического транспорта электронов (нециклического фосфорилирования) в хлоропластах (Z-схема) и изменение редокс-потенциала:*

I – фотосистема II; II – фотосистема I; 1 – фермент, расщепляющий воду; 2 – хлорофилл $П_{680}$; 3 – хлорофилл $П_{680}$ в возбужденном состоянии; 4 – феофетин; 5 – первичный пластохинон фотосистемы II (Q_A); 6 – вторичный пластохинон фотосистемы II (Q_B); 7 – жирорастворимый пластохинон (PQ); 8 – комплекс b_6-f; 9 – железосерный белок Риске; 10 – цитохром f комплекса b_6-f; 11 – пластоцианин; 12 – хлорофилл $П_{700}$; 13 – хлорофилл $П_{700}$ в возбужденном состоянии; 14 – первичный акцептор электронов фотосистемы I; 15, 16 – вторичные акцепторы электронов фотосистемы I (железосерные белки); 17 – ферредоксин; 18 – NADP-редуктаза с FAD в качестве кофермента

Вначале ситуация напоминает нециклический транспорт до того момента, пока электронами не «завладеет» ферредоксин, который передает их не на восстановление $NADP^+$ (как было раньше), а отдает электроны пластохинонам, они, в свою очередь, транспортируют заряженные частицы через липидную часть мембраны. Затем электроны передаются на цитохром b_6, железосерный белок Риске, цитохром f, пластоцианин и, наконец, вновь на хлорофилл $П_{700}$.

Механизм синтеза ATP в результате фосфорилирования ADP вполне убедительно показывает хемиосмотическая теория, которую в шестидесятые годы разработал английский биохимик **Питер Митчелл.** Эта теория объясняет перемещения протонов через мембрану (кроме фотосинтеза его теория применима также к некоторым этапам аэробного дыхания и дополнительно

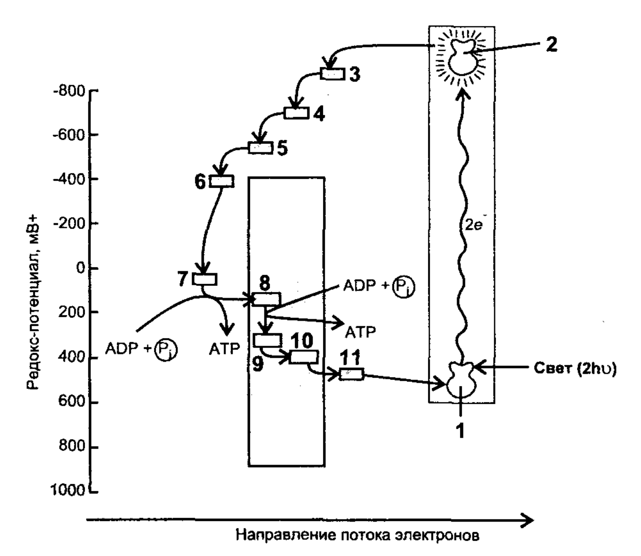


Рис. 177. *Схема циклического транспорта электронов в хлоропластах и изменение редокс-потенциала:*

1 – хлорофилл $П_{700}$ фотосистемы I; 2 – хлорофилл $П_{700}$ в возбужденном состоянии; 3 – первичный акцептор электронов фотосистемы I; 4, 5 – вторичные акцепторы электронов фотосистемы I (железосерные белки); 6 – ферредоксин; 7 – жирорастворимый пластохинон (PQ); 8 – цитохром b_6 комплекса b_6-f; 9 – железосерный белок Риске; 10 – цитохром f комплекса b_6-f; 11 – пластоцианин

описана в разделе, посвященном основным реакциям тканевого обмена). Согласно ей электрохимический градиент в полости тилакоида создают расположенные в мембране тилакоида многочисленные переносчики электронов. Следует помнить, что молекулы-переносчики вовсе не образуют статично фиксированные слои, лежащие друг над другом, а представляют собой молекулы, которые на разную глубину погружены в липидный слой мембраны или же пронизывают его насквозь, кроме того, все эти молекулы обладают латеральной подвижностью. Переносчики транспортируют с одной поверхности мембраны на другую как электроны, так и протоны (последние необходимы для уравновешивания заряда), обратно же переносится только электрон, а протоны остаются по другую сторону, потому что мембрана здесь для них не проницаема. В результате избыточного накопления по одну из сторон ионов водорода формируется электрохимический протонный градиент. После того как его значение достигнет определенной величины, протоны начинают «протекать» через мембрану, но не во всех местах, а лишь через особые белки, пронизывающие мембрану насквозь. Эти белки являются ATP-синтетазами, протоны проходят через них пассивно, однако, как и любой поток, они при этом совершают некоторую работу, которая как раз и используется для присоединения к ADP неорганического фосфата, в результате чего образуется ATP.

Применительно к фотосинтезу этот процесс весьма упрощенно выглядит следующим образом. После поглощения хлорофиллом реакционных центров квантов света их электроны возбуждаются и передаются акцепторам, расположенным на наружной поверхности мембраны. Электроны с хлорофилла Π_{680} поступают на жирорастворимый пластохинон. Получая два электрона, он захватывает из стромы два протона, после чего электроны передаются на железосерный белок Риске, затем на цитохром *f*, пластоцианин и на длинноволновый хлорофилл Π_{700}. В результате этого протоны поступают в полость тилакоида, где к ним присоединяются еще два протона, которые образовались

в результате фотолиза воды. В конечном итоге в полости тилакоида формируется избыток протонов, а затем происходят события, описанные выше.

ТЕМНОВАЯ СТАДИЯ ФОТОСИНТЕЗА

Следующие реакции протекают в строме хлоропласта. Поскольку для них не нужен свет, соответствующую стадию фотосинтеза назвали темновой. Именно в ней происходит биологическая фиксация углерода, в результате чего синтезируются органические вещества, в химических связях которых запасена энергия, первоначально полученная при возбуждении электрона хлорофилла квантом света.

Углекислый газ способен реагировать с пятиуглеродным соединением – *рибулёзо-1,5-бифосфатом* (рис. 178), которое образуется в строме в результате фосфорилирования с помощью ATP молекул рибулёзо-5-фосфата. Эта реакция катализируется ферментом фосфорибулёзокиназой. Присоединение CO_2 к рибулёзо-1,5-бифосфату проходит с участием другого фермента – рибулёзобифосфаткарбоксилазы. Полученный в результате этого шестиуглеродный промежуточный продукт быстро распадается на две триозы – две молекулы 3-фосфоглицериновой кислоты.

Следующим этапом является восстановление 3-фосфоглицериновой кислоты до 3-фосфоглицеринового альдегида. Это достигается путем фосфорилирования исходных триоз с помощью ATP, в результате чего образуются молекулы 1,3-бифосфоглицериновой кислоты (реакция катализируется ферментом фосфоглицераткиназой), а они, в свою очередь, взаимодействуя с NADPH, восстанавливаются до 3-фосфоглицеринового альдегида.

Здесь возникает вопрос: из каких источников пополняются запасы первичного акцептора углекислого газа? Регенерация рибулёзо-1,5-бифосфата осуществляется по замкнутому циклу, который по имени исследователей, открывших его, был назван *циклом Кальвина – Бенсона* (рис. 179). В этой цепи реакций в результате фиксации трех молекул CO_2 образуется шесть молекул

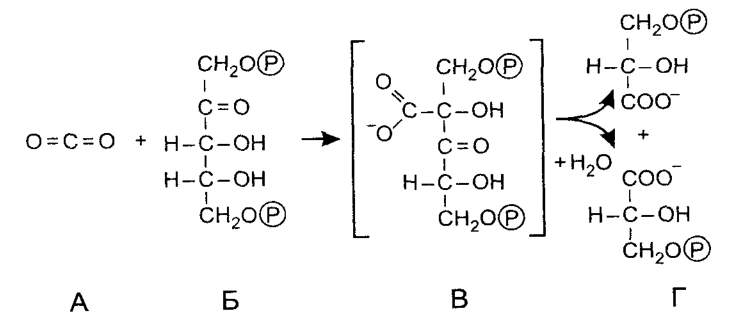


Рис. 178. *Упрощенная схема связывания CO_2 с образованием органических веществ:*
А – двуокись углерода; Б – рибулёзо-1,5-бифосфат; В – промежуточный продукт; Г – две молекулы 3-фосфоглицерата (по Б. Албертсу, с изменениями)

3-фосфоглицериновой кислоты, содержащих совместно восемнадцать атомов углерода (три из них получены от трех фиксированных молекул углекислого газа). Затем они проходят сложный цикл реакций, в результате которых регенерируют три молекулы рибулёзо-1,5-бифосфата (совместно содержащих пятнадцать атомов углерода) и образуется одна трехуглеродная молекула 3-фосфоглицеринового альдегида. Иными словами, в цикл вступают органические соединения (молекулы рибулёзо-1,5-бифосфата) и неорганические (молекулы углекислого газа), а в итоге образуются только органические – регенерирует то же количество молекул рибулёзо-1,5-бифосфата и дополнительно появляется органическая молекула 3-фосфоглицеринового альдегида.

Полученное трехуглеродное соединение (молекула 3-фосфоглицеринового альдегида) уже само по себе является одним из промежуточных продуктов гликолиза. Некоторая часть 3-фосфоглицеринового альдегида остается в строме хлоропласта, где затем превращается в глюкозо-1-фосфат, который, в свою очередь, сначала превращается в ADP-глюкозу, а затем в крахмал (рис. 180). ***Особенно много крахмала откладывается в хлоропластах днем при интенсивном течении фотосинтетических процессов, ночью под действием соответствующих***

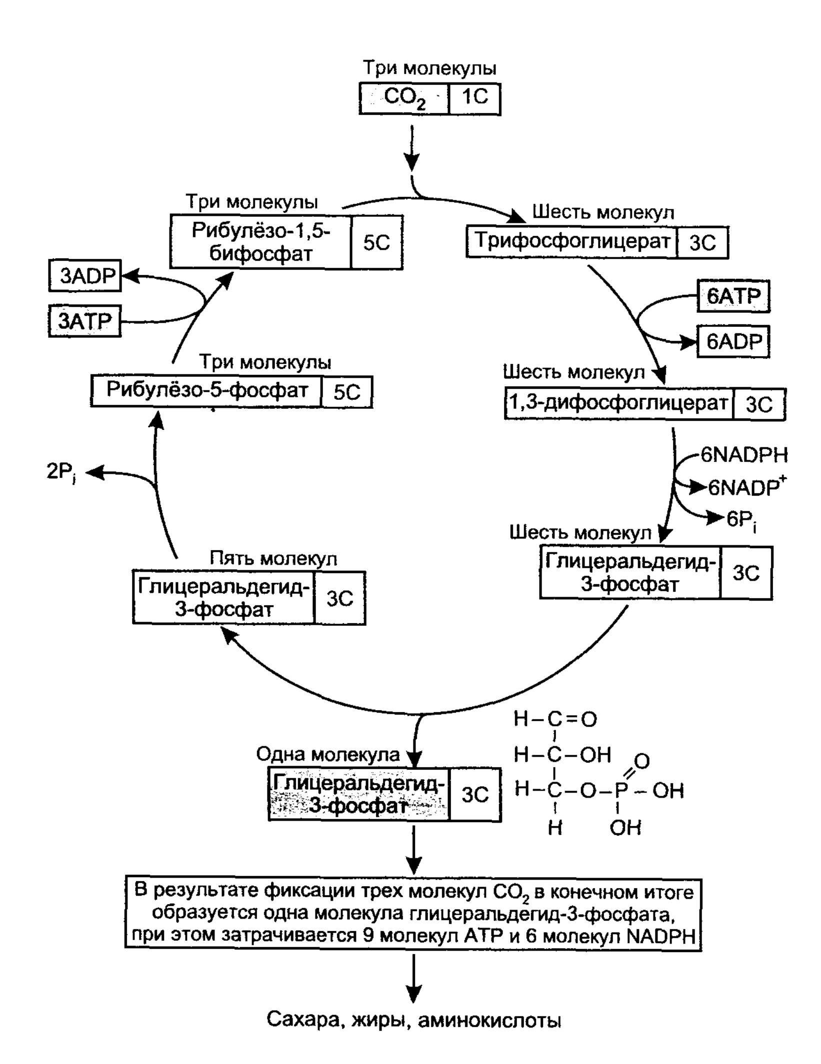


Рис. 179. *Цикл фиксации углерода в темновой стадии фотосинтеза (цикл Кальвина – Бенсона):*
В ходе этого цикла из CO_2 и H_2O образуются органические молекулы. Для упрощения схемы многие промежуточные продукты на пути от глицеральдегид-3-фосфата к рибулёзо-5-фосфату опущены. Участие воды в цикле также не показано. (по Б. Албертсу, с изменениями и дополнениями)

ферментов крахмал расщепляется до растворимых форм и используется растением. Однако бóльшая часть 3-фосфоглицеринового альдегида переходит в гиалоплазму и вступает в реакции, которые представляют собой гликолиз, но идущий в обратном порядке. При этом образуется глюкозо-1-фосфат и фруктозо-6-фосфат. В конечном итоге получается сахароза, которая загружается во флоэму и транспортируется по ней к органам, нуждающимся в энергии, или к органам и тканям, запасающим питательные вещества впрок.

Продолжительное время считали, что углеводы являются единственными продуктами фотосинтеза, а все остальные органические вещества образуются в результате реакций, не имеющих прямого отношения к нему. Однако сейчас накопилось немало данных, свидетельствующих о том, что непосредственными продуктами фотосинтеза, наряду с углеводами, является целый ряд других органических соединений. Так, уже фосфоглицериновая кислота с помощью реакции аминирования способна превращаться в аминокислоту серин или преобразовываться в фосфоенолпировиноградную кислоту, а затем в пируват. Из пирувата образуются многие органические кислоты. Тем не менее, совершенно неоспоримым

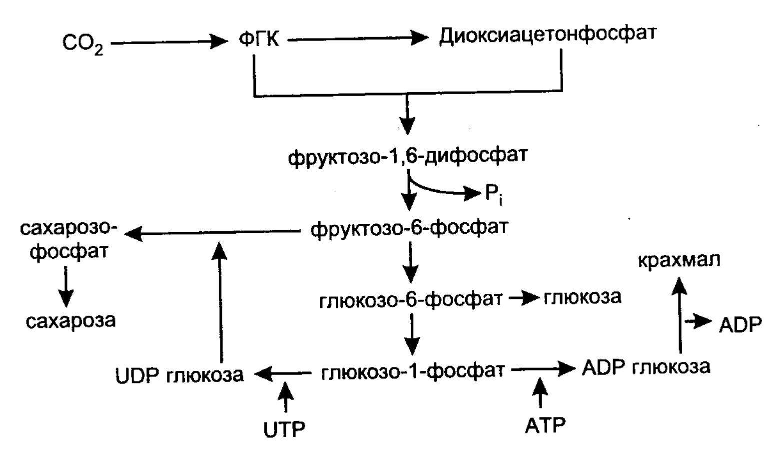


Рис. 180. *Схема образования сахарозы и крахмала из продуктов фотосинтеза*

фактом является то, что *все органические вещества живых организмов (за исключением веществ, полученных в результате хемосинтеза) образуются в результате биохимических превращений продуктов фотосинтеза.*

ФОТОДЫХАНИЕ

Итак, при использовании энергии химических связей ATP и NADPH как восстановителя (при фиксации каждой молекулы CO_2 затрачивается по три молекулы ATP и две молекулы NADPH) в темновой стадии фотосинтеза происходит фиксация углекислого газа, что в конечном итоге приводит к появлению углеводов и других органических веществ. Однако на самом деле такая схема чрезмерно идеализирована, потому что часть фиксированного углерода, иногда очень значительная (до 30% и даже больше), теряется растением в результате *фотодыхания* (рис. 181). Процесс этот происходит только на свету (отсюда и его название) и, как обычное дыхание, сопровождается выделением углекислого газа.

Фотодыхание возможно потому, что один из главных ферментов цикла Кальвина – рибулёзобифосфаткарбоксилаза – способен присоединять к рибулёзо-1,5-бифосфату не только углекислый газ, но и кислород, особенно при повышении концентрации последнего. В результате присоединения кислорода к этому ферменту образуются не две молекулы 3-фосфоглицериновой кислоты (соединение с тремя атомами углерода), а только одна. Вдобавок образуется одна молекула фосфогликолевой кислоты (фосфогликолат), содержащая два атома углерода. Понятно, что в этих реакциях фиксации углерода не происходит вовсе, потому что как было пять атомов углерода у рибулёзо-1,5-бифосфата, так и осталось в сумме у указанных выше продуктов расщепления.

Образовавшаяся фосфогликолевая кислота позднее теряет фосфат (дефосфорилируется) и превращается в гликолевую кислоту (гликолат), которая выводится из хлоропласта. После этого гликолат поступает в пероксисому где окисляется кислородом, образуя при этом

перекись водорода (она под действием фермента каталазы сразу же распадается на кислород и воду) и глиоксилат, который аминируется и превращается в аминокислоту глицин. Затем уже в митохондрии из глицина образуется другая аминокислота – серин, при этом выделяется углекислый газ.

Таким образом, при фотодыхании не происходит связывания углерода, напротив, в результате превращения глицина в серин выделяется углекислый газ, т.е. растение при этом теряет часть углерода, фиксированного ранее.

Интенсивность фотодыхания непостоянна и зависит от ряда причин. Прежде всего от соотношения концентраций газов. Углекислый газ и кислород конкурируют между собой при взаимодействии с рибулёзо-1,5-бифосфатом (нечто похожее имеет место при газообмене крови в капиллярах легочных альвеол). Поэтому высокая концентрация кислорода и низкая углекислого газа стимулирует фотодыхание, а обратные соотношения тормозят. Другим фактором является интенсивность освещения. При ее увеличении фотодыхание заметно активизируется. Это обстоятельство может сильно усложнить жизнь растениям, произрастающим в засушливых местах при сильном освещении. Яркий свет стимулирует фотодыхание, в то же время для экономии воды растения вынуждены закрывать устьица, что быстро приводит к дефициту CO_2 и повышению содержания O_2 в хлоренхиме, потому что нормальный газообмен между межклетниками мезофилла и атмосферным воздухом затруднен. В результате падает интенсивность фотосинтеза и нужных растению органических веществ образуется меньше.

ФИКСАЦИЯ УГЛЕКИСЛОГО ГАЗА У C_4-РАСТЕНИЙ И У СУККУЛЕНТОВ

Для снижения интенсивности фотодыхания многие растения засушливых мест выработали интересные защитные механизмы. Такие растения принято называть *C_4-растениями*, потому что первое органическое вещество, которое появляется у этих растений в результате

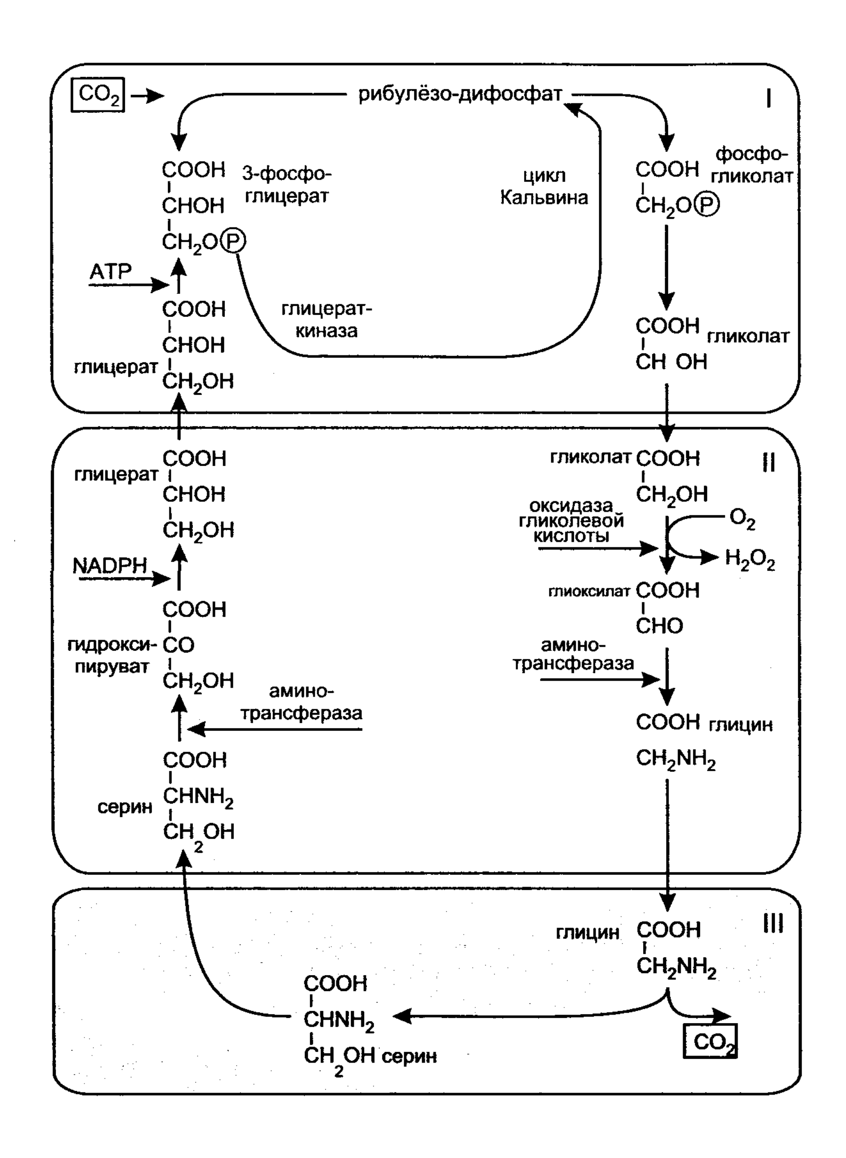


Рис. 181. *Фотодыхание и метаболизм гликолевой кислоты: I – хлоропласт; II – пероксисома; III – митохондрия*

фиксации углекислого газа содержит четыре атома углерода. Растения, у которых первым образуется вещество с тремя атомами углерода (как раз те, о которых речь шла выше), называют *C_3-растениями*.

У C_4-растений фиксация углерода происходит не во всех клетках мезофилла, а лишь в хлоропластах крупных специализированных клеток, образующих *обкладку сосудистого пучка* (рис. 182). Снаружи обкладка окружена слоем клеток мезофилла, имеющих меньшие размеры. Такое строение было названо «кранц-анатомией» (*нем.* kranz – корона).

Вначале в хлоропластах мезофилла при участии фермента фосфоенолпируват-карбоксилазы взаимодействуют фосфоенолпируват с углекислым газом (рис. 183). Образовавшаяся в результате этого щавелево-уксусная кислота (оксалоацетат) у одних растений преобразуется в аспарагиновую (аспартат) кислоту, а у других – в яблочную (малат). После этого полученные продукты (аспартат или малат) из клеток мезофилла через плазмодесмы перемещаются в клетки обкладки сосудистого пучка, где в хлоропластах распадаются, образуя молекулу трехуглеродного соединения – пируват и молекулу CO_2. Пируват сразу же диффундирует в мезофилл и при затрате двух молекул АТР трансформируется в фосфоенолпируват, который вновь реагирует с углекислым газом, поступившим из атмосферы. А выделившийся углекислый газ присоединяется к рибулёзо-1,5-бифосфату, т. е. вступает в цикл Кальвина – Бенсона, после чего осуществляется весь цикл реакций, характерный для C_3-растений. Особый способ ассимиляции углекислого газа C_4-растениями получил название *пути Хэтча – Слэка*.

Итак, у C_4-растений имеет место функциональная кооперация клеток мезофилла и клеток обкладки сосудистого пучка, при которой клетки мезофилла поставляют углекислый газ клеткам обкладки, где собственно и происходит связывание CO_2 (осуществляется цикл Кальвина – Бенсона). Иными словами, между C_3- и C_4-растениями нет принципиальных разногласий. Но у последних имеется особый подготовительный этап связывания

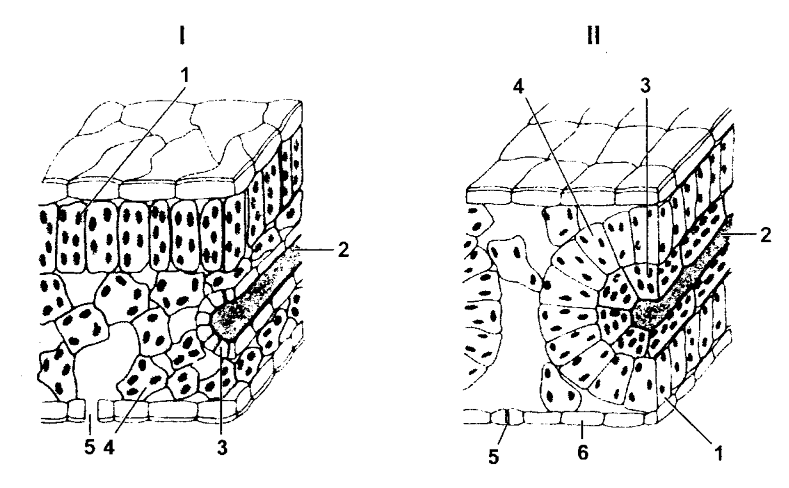


Рис. 182. *Сравнение анатомического строения листьев у C_3-растений (I) и C_4-растений (II).*
В обоих случаях клетки, хлоропласты которых осуществляют нормальный цикл фиксации азота, выделены. В C_4-растениях клетки мезофилла специализированы для активной транспортировки CO_2, а не для фиксации углерода; именно эти клетки создают высокое отношение $CO_2 : O_2$ в клетках обкладки проводящего пучка. Только в этих клетках у таких растений происходит цикл фиксации углерода (см. рис. 23). По проводящим пучкам образовавшаяся в листе сахароза поступает во все остальные ткани растения.
1 – хлоропласт; 2 – проводящий пучок; 3 – обкладка проводящего пучка; 4 – клетки мезофилла; 5 – устьице; 6 – эпидермис
(по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)

углекислого газа, который позволяет этим растениям, фотосинтезирующим в условиях дефицита CO_2, искусственно увеличить его концентрацию в клетках обкладки с помощью клеток мезофилла, действующих здесь в качестве своеобразного насоса CO_2. Это приспособление позволяет C_4-растениям значительно снизить интенсивность фотодыхания и вдвое повысить интенсивность фотосинтеза по сравнению с C_3-растениями, находящимися в сходных условиях. К ним относятся сахарный тростник, кукуруза, сорго и многие другие растения, произрастающие в жарком засушливом климате.

Особый интерес вызывает способ фиксации углекислого газа, имеющийся у суккулентов, произрастающих в условиях регулярных засух (например, у кактусов, каланхое, очитков и др.). Для экономии воды устьица этих

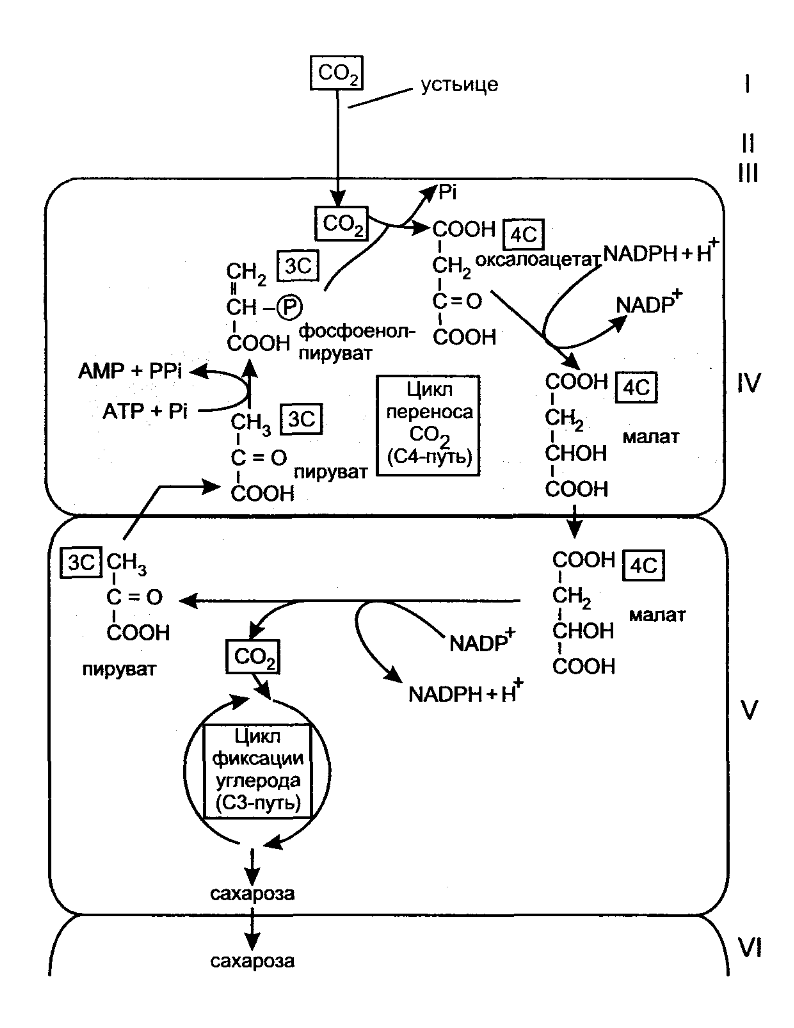


Рис. 183. *Схема транспортирования CO_2 у C_4-растений (путь Хэтча – Слэка).*
Образование углеводов у таких растений происходит только в клетках обкладки проводящего пучка, где находится рибулёзо-дифосфат-карбоксилаза. Цикл перемещения CO_2 начинается в клетках мезофилла; в реакциях цикла участвуют четырех- и трехуглеродные соединения, указанные на схеме. I – атмосфера; II – клетки эпидермы; III – воздушное пространство межклетников; IV – клетки мезофилла; V – клетки обкладки проводящего пучка; VI – проводящий пучок (по Б. Албертсу и соавт., с изменениями и дополнениями)

растений днем закрыты, открываются они лишь ночью, тогда и происходит газообмен между атмосферным воздухом и воздухом межклетников. Поглощенный при этом CO_2 сразу же связывается фосфоенолпируватом (который образуется из крахмала), при этом образуется яблочная кислота (рис. 184). Поскольку ночью без света фотосинтез не происходит, события на этом временно приостанавливаются до утра. С наступлением светлого времени суток реакции продолжаются. Вначале происходит декарбоксилирование яблочной кислоты с выделением трехуглеродного соединения и CO_2. Углекислый газ взаимодействует с рибулёзо-1,5-бифосфатом и, таким образом, включается в цикл Кальвина – Бенсона, а из трехуглеродного соединения регенерирует фосфоенолпируват.

Видно, что у таких растений имеется много общего с C_4-растениями, но, в отличие от последних, *здесь все процессы идут в одних и тех же клетках, но в разное время*. Такие, зависящие от времени суток процессы, при которых ночью углекислый газ накапливается с образованием органических кислот, а днем эти кислоты распадаются с образованием углекислого газа (который при этом включается в цикл Кальвина – Бенсона), впервые были обнаружены у представителей семейства толстянковых (Crassulaceae). Поэтому они получили название *САМ-метаболизма* (*англ.* Crassulacean acid metabolism – метаболизм кислот толстянковых), или *фотосинтеза по типу толстянковых*.

ФОТОСИНТЕЗ У ПРОКАРИОТ

Бактериальный фотосинтез во многом сходен с фотосинтезом зеленых растений, но имеет ряд характерных особенностей (об этом также рассказано в разделе, посвященном метаболическим процессам в микробной клетке). Фототрофами являются многие грамотрицательные прокариоты – синезеленые водоросли (или цианобактерии, что систематически более правильно, потому что к водорослям принято относить эукариотические организмы), зеленые бактерии и пурпурные

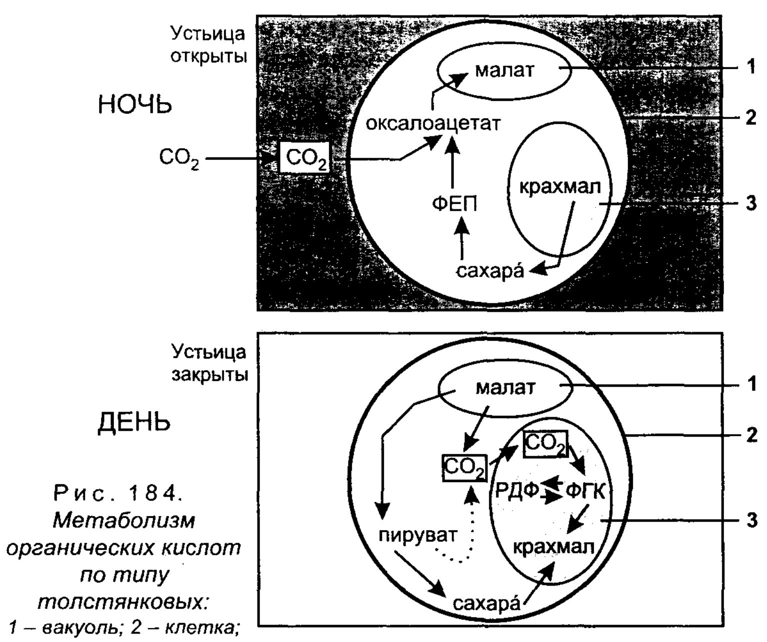


Рис. 184. *Метаболизм органических кислот по типу толстянковых: 1 – вакуоль; 2 – клетка; 3 – хлоропласт (по В. В. Полевому, с изменениями)*

бактерии (серные и несерные). Все они демонстрируют очень широкое разнообразие морфологических форм и могут быть сферическими, палочковидными, изогнутыми и даже образовывать выросты. Часто одиночные клетки или группы клеток в виде цепочек или пластинок оказываются заключенными в капсулы из слизи. Встречаются подвижные и неподвижные формы. Передвижение клеток обычно осуществляется с помощью полярно расположенных жгутиков и может быть инициировано различными раздражителями – светом, кислородом или другими химическими веществами.

Внутри клеток имеется хорошо развитая система мембран, осуществляющих реакции фотосинтеза (рис. 185), но, поскольку речь идет о прокариотах, эти мембраны, как правило, не замкнуты, а представляют собой выросты плазматической мембраны. По аналогии с фотосинтезирующими эукариотами их обычно называют *хроматофорами*, или *тилакоидами*.

Цианобактерии являются аэробными организмами, т. е. способны развиваться лишь в присутствии кислорода. Иногда бурное размножение цианобактерий приводит к быстрому поглощению ими растворенного в воде кислорода и, как следствие, гибели других обитателей водоема от удушья. Все *зеленые бактерии* и большинство *пурпурных* являются строгими анаэробами, т.е. способны расти только в безкислородой среде. Будучи фототрофами, почти все они для роста нуждаются в освещении, за исключением нескольких видов, представители которых способны расти и в темноте, причем даже в присутствии кислорода. Будучи водными обитателями, фотосинтезирующие бактерии заселяют морские и пресные водоемы, скапливаясь там, где есть сероводород. Нередко при этом они достигают значительных глубин, куда проникает очень мало света (например, в Черном море). В хорошо аэрируемой почве таких бактерий немного, но в случае затопления при уменьшении концентрации кислорода они бурно размножаются. Часто сильно размножившиеся бактерии изменяют цвет воды или предметов, на которых бактерии оседают.

Хлорофилл бактерий – *бактериохлорофилл*, несколько отличается по своему строению от хлорофилла растений. Большинство бактерий имеют бактериохлорофилл *a*, зеленые бактерии, кроме того, обладают еще бактериохлорофиллом *c* и *d*, а некоторые пурпурные бактерии – бактериохлорофиллом *b*. Все они отличаются друг от друга находящимися в различных положениях радикалами (см. рис. 166). По сравнению с хлорофиллом растений бактериохлорофиллы поглощают свет, имеющий большую длину волны – 850 – 1100 нм. Кроме хлорофиллов, все фотосинтезирующие бактерии содержат различные каротиноиды.

Из всех фотосинтезирующих прокариот лишь цианобактерии обладают обеими фотосистемами и способны разлагать воду, выделяя при этом кислород. Наряду с хлорофиллом *a* эти прокариоты обладают еще одним типом пигментов – фикобилинами, выполняющими

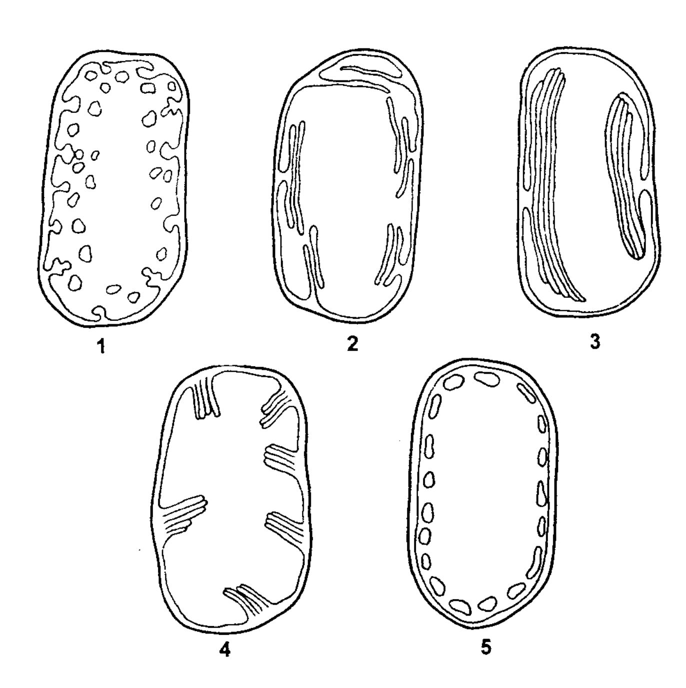


Рис. 185. *Типы фотосинтезирующего аппарата у фототрофных бактерий:*
1 – 4 – у пурпурных бактерий; 5 – у зеленых серобактерий (по Е. Н. Кондратьевой)

у них вместо хлорофилла *b* функции светособирающего комплекса. Зеленые и пурпурные бактерии фотосистемы II не имеют, поэтому они кислород не выделяют, а вместо воды используют другие источники водорода (сероводород, молекулярный водород или некоторые органические соединения). Общее уравнение бактериального фотосинтеза по Ван-Нилю выглядит следующим образом:

$$CO_2 + 2H_2A + \text{свет} \rightarrow (CH_2O) + H_2O + 2A,$$

где H_2A – донор водорода, (CH_2O) – образовавшееся органическое вещество и А – вещество, находящееся в соединении с водородом в доноре.

Завершая разговор о фотосинтезе, следует отметить, что он идет с удивительно высокой эффективностью. Хлоропласт использует, по крайней мере, 30% падающей на него световой энергии. Кроме того, оболочки клеток мезофилла отражают свет, падающий косо на хлоропласты других клеток, и этот свет используется ими. Как уже говорилось ранее, хлоропласты отнюдь не статичны и изменяют свое положение в клетке в зависимости от освещения. Кроме того, в течение суток листья поворачиваются на черешках, ориентируясь при этом на источник света. На деревьях листья расположены в виде мозаики, в которой листья, расположенные выше, не затеняют нижние, поэтому в лесах деревья отбрасывают такую густую тень. Это позволяет в максимальной степени использовать падающий свет.

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. В чем состоит значение фотосинтеза для растений и для других организмов?
2. Какие фотосинтетические пигменты вы знаете?
3. Чем определяются свойства хлорофилла?
4. Как осуществляют перенос энергии молекулы различных пигментов?
5. Как организованы фотосистемы?
6. Для каких реакций фотосинтеза необходим свет?
7. Что происходит в темновую стадию фотосинтеза?
8. Какие вещества служат источниками углерода и водорода для синтезируемых органических веществ?
9. Как в дальнейшем используются продукты фотосинтеза?
10. Что такое фотодыхание? В чем его значение?
11. Как происходит фиксация CO_2 у C_4-растений и у суккулентов?
12. Каковы особенности фотосинтеза у прокариот? Почему не все фототрофные прокариоты способны выделять O_2? От чего это зависит?

ОТДЕЛ МОХООБРАЗНЫЕ (BRYOPHYTA)

Мохообразные представляют собой единственный отдел среди высших растений, объединяющий растительные организмы, у которых гаметофит является преобладающим поколением. Собственно то растение, которое мы представляем себе при слове «мох», и является гаметофитом (невзрачный спорофит неспециалисты, как правило, вообще оставляют без внимания). Следует отметить, что, несмотря на чрезвычайную распространенность этого слова, называть всех представителей отдела мохообразных просто мхами неправильно, поскольку этот отдел также включает в себя растения, которые в более строгой номенклатурной системе называются иначе.

Мохообразные характеризуются относительной простотой строения. Как и подобает любому высшему растению, тело мохообразных расчленено на вегетативные органы – стебель и лист (рис. 186, 187), у наиболее простых тело представляет собой слоевище (таллом), уплощенное в дорзо-вентральном направлении (рис. 188). Однако у мохообразных все вегетативные органы не могут считаться истинными, поскольку они принадлежат гаметофиту и не гомологичны настоящим органам спорофита. Поэтому ученые-бриологи (бриология – наука, изучающая мохообразные) именуют их «стебли» и «листья» *каулидиями* и *филлидиями* соответственно. Мохообразные не имеют корней и к субстрату прикрепляются нитевидными ризоидами, которые у различных форм могут быть одно- или многоклеточными. Поглощение воды и других необходимых веществ растением осуществляется не только ризоидами, но и через всю поверхность тела, чему в значительной мере способствует полное (или почти полное) отсутствие на поверхности защитной кутикулы. Это обстоятельство привносит в жизнь мохообразных немало дополнительных трудностей, поскольку вода не только с легкостью поступает внутрь растения, но и также легко выходит из него, что вынуждает их обживать места с повышенной влажностью. Однако, несмотря на это, некоторые ксерофитные мохообразные приспособились



Рис. 186. *Листостебельные мхи (верхоплодные):*
1 – тортула полевая (Tortula ruralis); 2 – сплахнум красный (Splachnum rubrum); 3 – сплахнум желтый (S. luteum); 4 – буксбаумия безлистная (Buxbaumia aphylla); 5 – родобриум розетковидный (Rhodobryum roseum); 6 – дикранум метловидный (Dicranum scoparium); 7 – андрея скальная (Andreaea rupestris); 8 – мниум волнистый (Mnium undulatum); 9 – политрихум обыкновенный, или кукушкин лен (Polytrichum commune); 10 – ракомитриум шерстистый (Rhacomitrium lanuginosum); 11 – леукобриум сизый (Leucobryum glaucum); 12 – дикранум многоножковый (Dicranum polysetum); 13 – полия поникшая (Pohlia nutans); 14 – фунария гигрометрическая (Funaria hygrometrica); 15 – аулакомниум вздутый (Aulacomnium turgidum); 16 – палуделла оттопыренная (Paludella squarrosa) (по «Жизнь растений», т. 4)

к засушливым условиям. При этом они способны практически полностью обезвоживаться (разумеется, в этом периоде растение находится в состоянии покоя и физиологические функции в нем временно приостанавливаются), но при последующем увлажнении активно впитывают воду и быстро возвращаются к нормальной жизни.

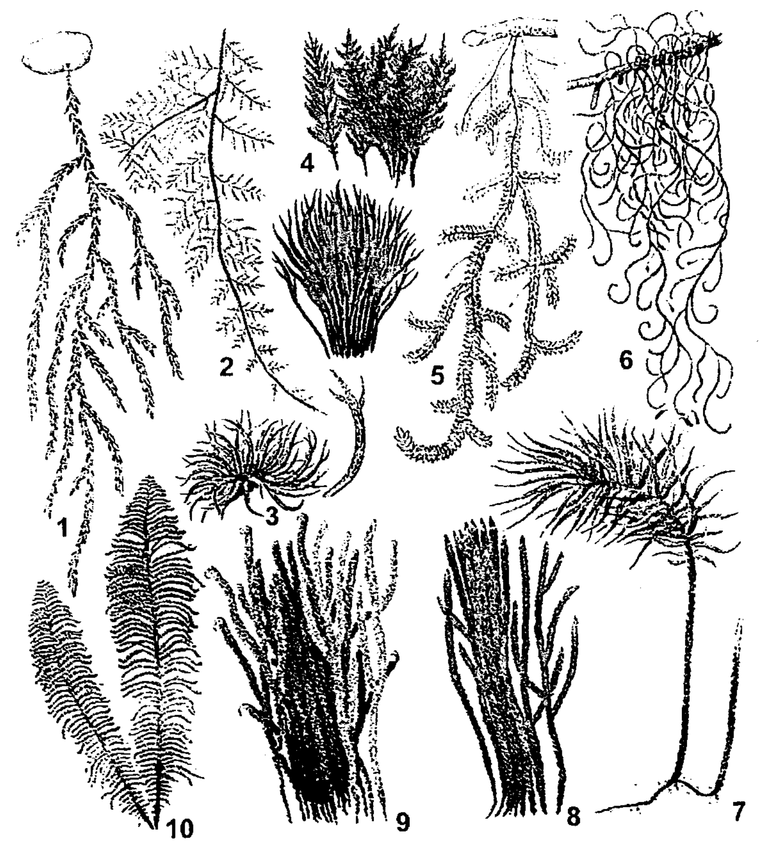


Рис. 187. *Листостебельные мхи (бокоплодные):*
1 – фонтиналис противопожарный (Fontinalis antipyretica); 2 – туидиум тамарисковидный (Thuidium tamariscinum); 3 – миуроклада Максимовича (Myuroclada maximoviczii); 4 – каллиергон лозовидный (Calliergon sarmentosum); 5 – неккера курчавая (Neckera crispa); 6 – леукодон повислый (Leucodon pendulus); 7 – климациум японский (Climacium japonicum); 8 – ортотециум золотистый (Orthothecium chryseum); 9 – дрепанокладус отвернутый (Drepanocladus revolvens); 10 – птилиум гребенчатый, или страусово перо (Ptilium crista-castrensis) (по «Жизнь растений», т. 4)

Механизм такого физиологического поведения до конца еще не ясен.

Внутренний транспорт поглощенной воды и растворенных в ней минеральных веществ затруднен, ввиду полного отсутствия проводящей ткани у большинства мохообразных (лишь у немногих из них имеются слабо развитые проводящие структуры, напоминающие элементы флоэмы и ксилемы). Кроме проводящих,

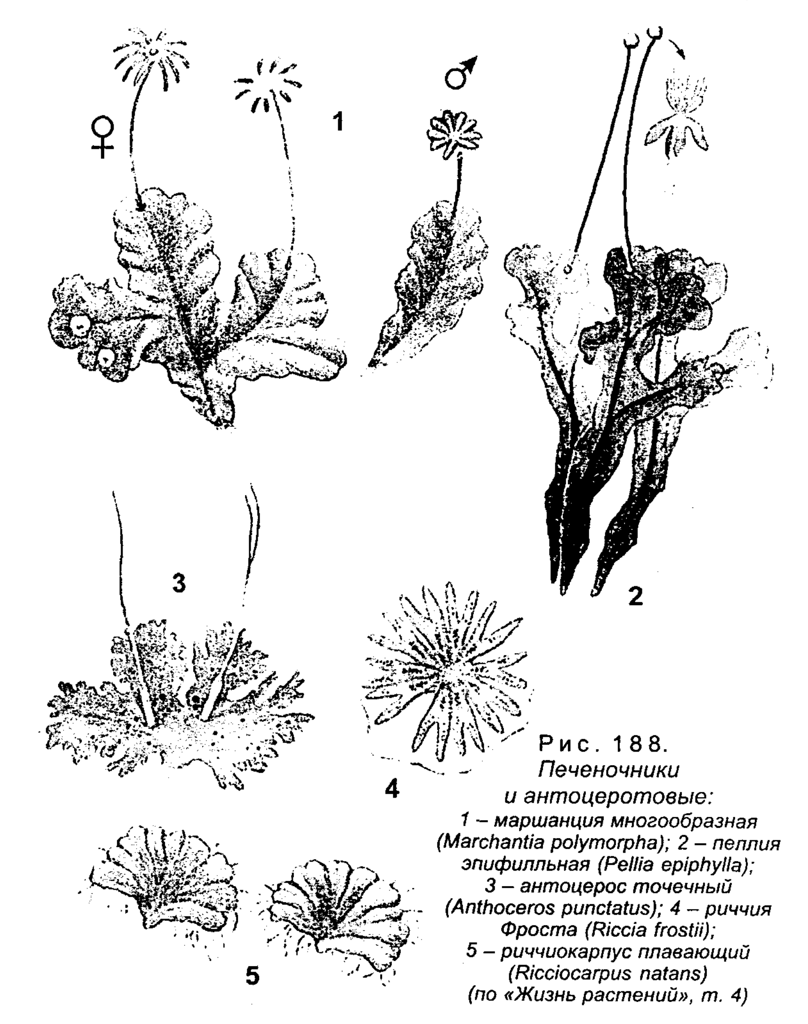


Рис. 188. *Печеночники и антоцеротовые:*
1 – маршанция многообразная (Marchantia polymorpha); 2 – пеллия эпифилльная (Pellia epiphylla); 3 – антоцерос точечный (Anthoceros punctatus); 4 – риччия Фроста (Riccia frostii); 5 – риччиокарпус плавающий (Ricciocarpus natans) (по «Жизнь растений», т. 4)

у мохообразных отсутствуют или слабо развиты и большинство других тканей, в частности механические, что существенно ограничивает размеры растений. Поэтому наземные формы имеют весьма скромные габариты – до нескольких сантиметров. Водные мохообразные используют воду в качестве дополнительной опоры и нередко превышают полметра в длину.

Анатомическое строение мохообразных очень разнообразно. В самом простом варианте все растение может состоять из похожих друг на друга клеток (они различаются лишь по толщине стенок). У более сложных мхов клетки подвергаются некоторой дифференцировке. Например, у печеночного мха маршанции клетки слоевища разделены на два слоя: верхний

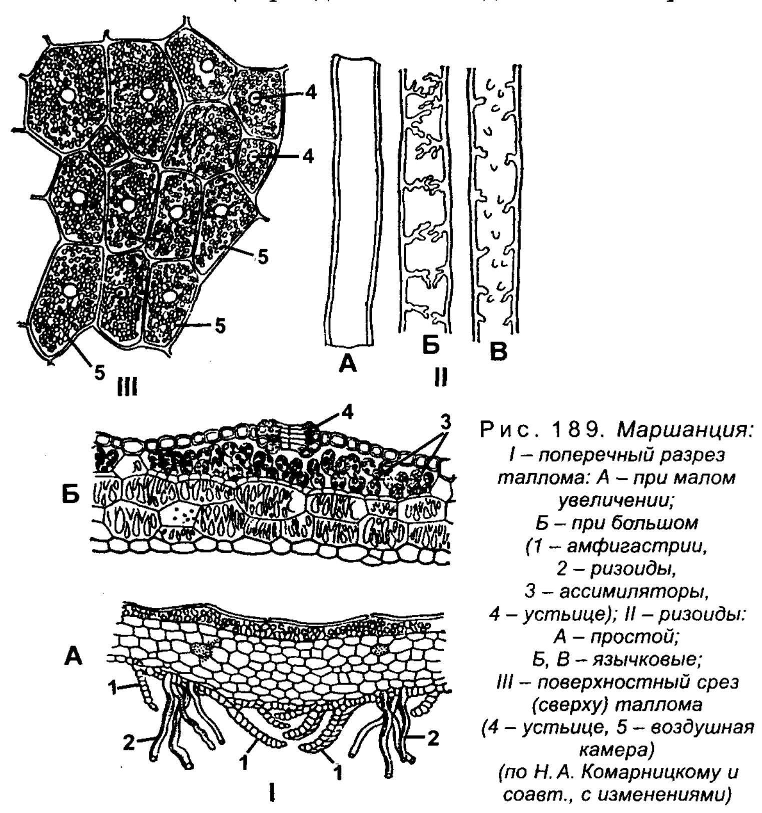


Рис. 189. *Маршанция: I – поперечный разрез таллома: А – при малом увеличении; Б – при большом (1 – амфигастрии, 2 – ризоиды, 3 – ассимиляторы, 4 – устьице); II – ризоиды: А – простой; Б, В – язычковые; III – поверхностный срез (сверху) таллома (4 – устьице, 5 – воздушная камера) (по Н. А. Комарницкому и соавт., с изменениями)*

ассимиляционный и нижний – основной (рис. 189). Клетки ассимиляционного слоя содержат хлоропласты и фотосинтезируют, тогда как клетки основного слоя их лишены. В верхней эпидерме находятся устьица, а в нижней имеются однослойные чешуйки – *амфигастрии* – и

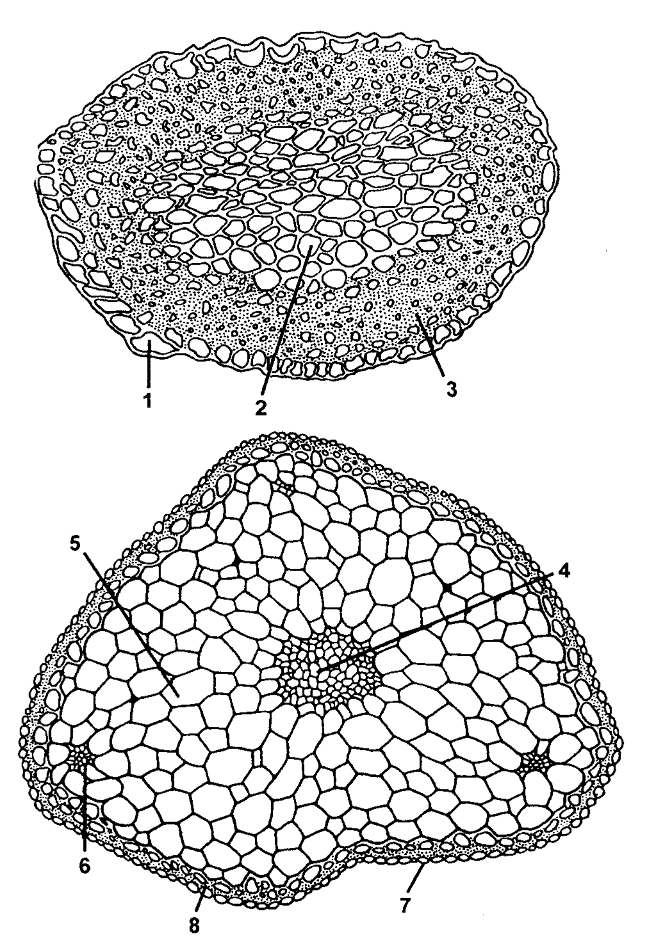


Рис. 190. *Стебли бриевых на поперечном срезе.*
Вверху – пилотрихидиум (Pilotrichidium antillarum): 1 – гиалодерма; 2 – основная ткань; 3 – кора. Внизу – мниум (Mnium cinclidioides): 4 – центральный пучок; 5 – основная ткань; 6 – листовой след; 7 – гиалодерма; 8 – кора (по И. И. Абрамову и соавт.)

ризоиды, которые могут быть простыми и язычковыми (они имеют выросты внутри).

У сложно организованных листостебельных мхов расположенная снаружи кора содержит вытянутые клетки с утолщенными стенками – *стереиды*, которые выполняют опорную функцию (эту ткань еще называют *склеродермой*). У некоторых мхов снаружи имеется слой клеток без хлоропластов, но с тонкими прозрачными стенками – *гиалодерма* (или наружная кора). Клетки гиалодермы способны впитывать воду и передавать ее внутренним тканям. Под корой располагаются паренхимные клетки *основной ткани*, в которых находятся хлоропласты и откладываются запасные вещества (рис. 190). В основной ткани можно обнаружить проводящие пучки и листовые следы (некоторые из них доходят до центрального пучка, а другие слепо теряются в паренхиме). За редким исключением, мохообразные – многолетние растения.

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ МОХООБРАЗНЫХ

Развитие мохообразных не отличается от других высших растений и представляет собой чередование гаплоидной и диплоидной фаз развития. *Преобладающим поколением является гаметофит.* Он развивается из споры, ядро которой имеет гаплоидный набор хромосом, поэтому все клетки гаметофита тоже гаплоидные. Первоначально из споры развивается *протонема* (*греч.* protos – первый и nema – нить), имеющая вид ветвящейся нитчатой водоросли или пластинки (рис. 191). Никакого запаса питательных веществ спора не содержит, поэтому молодой гаметофит должен их синтезировать самостоятельно посредством фотосинтеза. Наличие необходимой для этого хлоренхимы определяет зеленую окраску гаметофита. Дальнейшее развитие растения из протонемы зависит от его систематического положения.

У печеночных мхов многократное деление верхушечной клетки в трех плоскостях дает начало пластинчатым структурам, на которых впоследствии разовьются половые органы, в связи с чем они получили

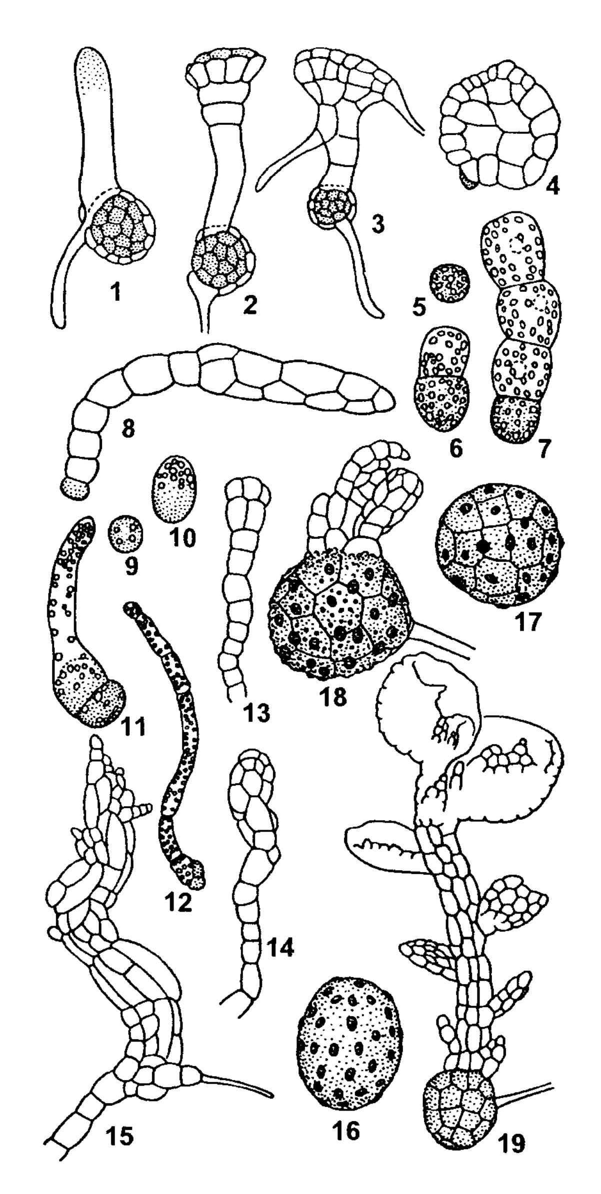


Рис. 191. *Типы прорастания спор и развития молодых растений: 1 – 4 – у маршанциевых (Reboulia hemisphaerica); 5 – 8 – у метцгериевых (Riccardia miyakeana); 9 – 15 – у юнгерманниевых (Plectocolea radicellata); 16 – 19 – у фруллaниевых (Frullania truncatifolia) (по И. И. Абрамову и соавт.)*

название *гаметофоров* (рис. 192, 193). Более сложное формирование гаметофита происходит у лиственных мхов. Их гаметофоры имеют вид облиственных побегов, и развиваются они из почек, которые формируются на протонеме. Поскольку почки на протонеме закладываются достаточно кучно, это приводит к образованию пучков гаметофоров, что и бросается в глаза при встрече с мхами в их естественной среде обитания.

На гаметофорах образуются половые органы – женские архегонии и мужские антеридии. Чаще всего на одном растении развиваются органы только одного пола – однодомные мхи, но нередко имеет место двудомность (когда на одной особи формируются как женские половые органы, так и мужские). Наконец у отдельных форм отмечается многодомность. В этом случае на одном растении образуются как однополые гаметофоры, так и обоеполые. Архегонии и антеридии обычно располагаются группами и в типичном случае окружены различного рода защитными образованиями. Чаще всего с помощью подставок они возвышаются над поверхностью гаметофита (см. рис. 188-1), но нередко погружаются в его глубину. Среди развитых гаметангиев часто встречаются недоразвитые стерильные структуры – парафизы.

Антеридии представляют собой овальные тельца, окруженные тонкой однослойной оболочкой (см. рис. 192). Они наполнены сперматогенными клетками, которые при митотическом делении дают начало двум подвижным сперматозоидам, снабженным двумя жгутиками. Напомним, что клетки гаметофита изначально гаплоидные, поэтому половые клетки образуются не в результате мейоза, как это обычно имеет место у диплоидных организмов, а посредством митоза.

Архегоний устроен сложнее и обычно представляет собой структуру, по своей форме напоминающую бутылку (см. рис. 192-Г-5; рис. 193). В утолщенной его части, называемой брюшком, находится крупная яйцеклетка, которая также образуется в результате митоза. Внутри суженной шейки в один ряд располагаются шейковые

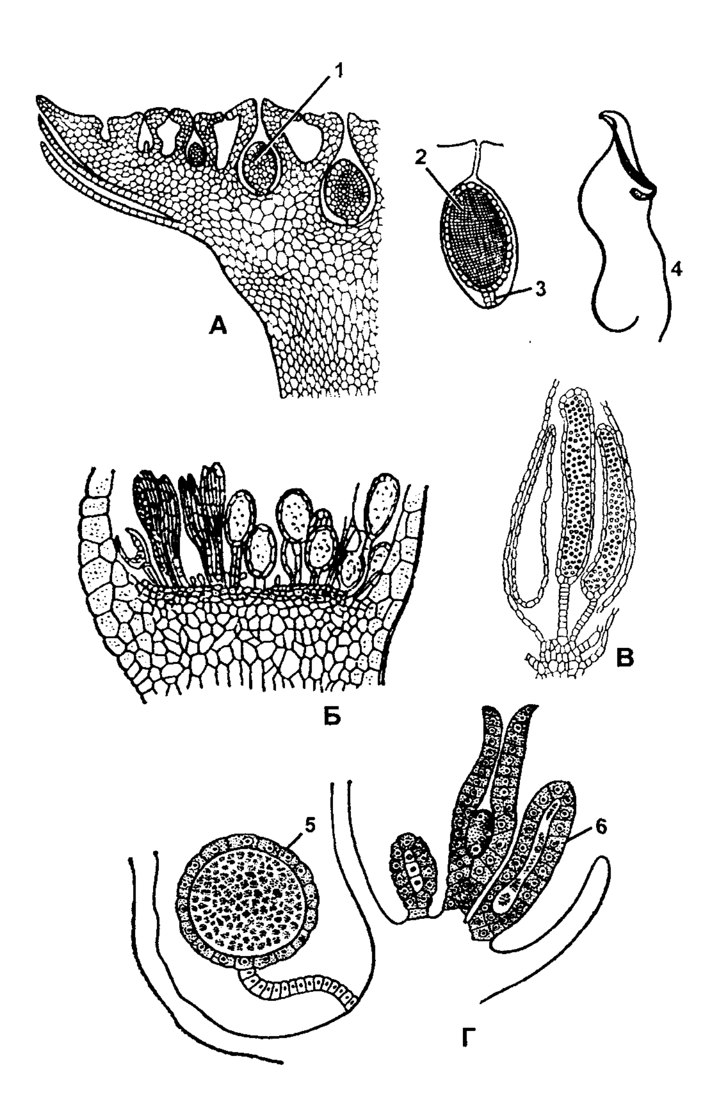


Рис. 192. *Половые органы мохообразных:*
А – маршанция обыкновенная (Marchantia polymorpha): 1 – продольный разрез мужской подставки с антеридиями; 2 – изолированный антеридий; 3 – ножка антеридия; 4 – двужгутиковый сперматозоид; Б – антеридии калобриума (Calobrium); В – антеридии андреева мха (Andreaea rupestris); Г – радула (Radula): 5 – антеридий; 6 – архегонии (по Н. А. Комарницкому и соавт., с изменениями)

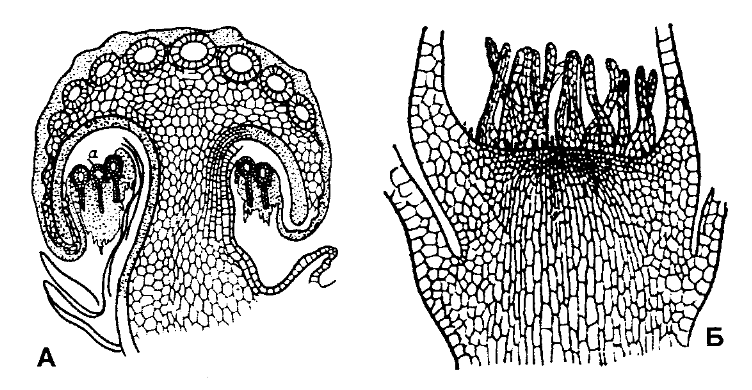


Рис. 193. *Архегонии мохообразных:*
А – продольный разрез женской подставки с архегониями маршанции обыкновенной (Marchantia polymorpha); Б – архегонии калобриума (Calobrium) (по Н. А. Комарницкому и соавт.)

клетки, одна из которых – *брюшная шейковая клетка* – находится над яйцеклеткой.

Несмотря на то обстоятельство, что мохообразные представляют собой наземные растения, оплодотворение у них возможно только в присутствии капельно-жидкой воды. Учитывая небольшие размеры мхов, им для оплодотворения необходимо очень немного влаги, что во многом облегчает им ситуацию. Эффективность процесса обеспечивается подвижностью снабженных жгутиками сперматозоидов. Полагают, что их привлекают вещества, выделяемые канальцевыми клетками архегония, которые к тому моменту ослизняются. Через шейку сперматозоиды проникают в брюшко архегония и оплодотворяют находящуюся там яйцеклетку. В результате образуется диплоидная зигота, которая по прошествии определенного периода покоя дает начало диплоидному поколению – спорофиту.

Спорофит мохообразных называется *спорогон* (*греч.* spora – семя и gone – рождение) и среди всех высших растений устроен наиболее просто. В типичном случае он представляет собой коробочку, представляющую собой спорангий, которая посредством ножки переходит в тело гаметофита (см. рис. 186). Разросшаяся и видоизмененная верхняя стенка архегония прикрывает

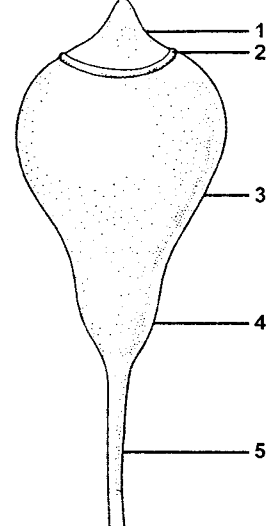


Рис. 194. *Строение коробочки листостебельных мхов (схема):*
1 – крышечка; 2 – колечко; 3 – урночка; 4 – шейка; 5 – ножка (по И. И. Абрамову и соавт.)

коробочку и называется колпачком, или калиптрой (рис. 194). Не обладая зеленой окраской, спорогон современных мохообразных не содержит хлорофилла и не способен самостоятельно снабжать себя органическими соединениями. Поэтому все нужные для развития вещества спорогон получает от гаметофита посредством проникающей в его ткани нижней расширенной части ножки – гаустории. Внутри коробочки многочисленные материнские клетки спор делятся мейозом и дают начало тетрадам гаплоидных спор,

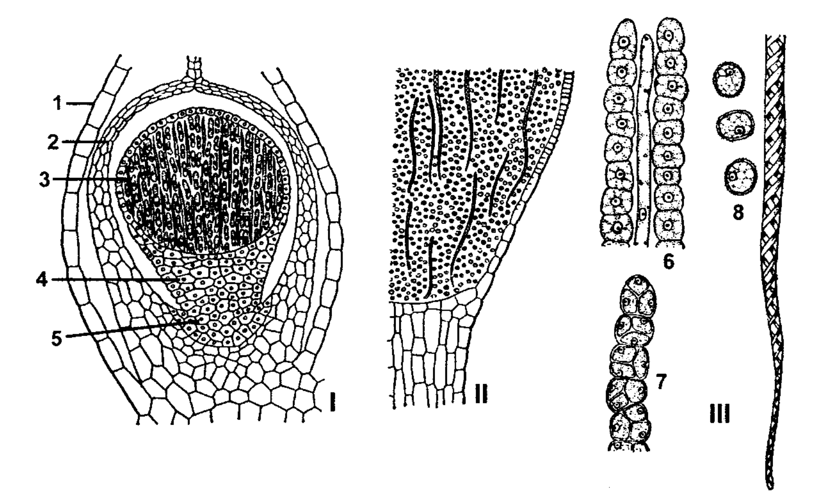


Рис. 195. *Развитие спор в спорогоне маршанции:*
I – молодой спорогон: 1 – разросшийся перианций, 2 – брюшко архегония, 3 – коробочка, 4 – короткая ножка, 5 – гаустория; II – часть более старого спорогона (видны споры и пружинки); III – материнские клетки спор: 6 – два ряда материнских клеток спор и часть пружинки (удлиненная клетка), 7 – материнские клетки спор делятся с образованием тетрад, 8 – споры и пружинка (по Н. А. Комарницкому и соавт.)

посредством которых осуществляется бесполое размножение мохообразных (рис. 195). У печеночных мхов в коробочке среди спор находятся особые клетки, которые видоизменяются в пружинки – элатеры. Они обладают гигроскопичностью, т. е. способностью втягивать в себя пары воды при повышении влажности атмосферного воздуха. При этом элатеры раскручиваются, а при понижении влажности вновь скручиваются, перемешивая и разрыхляя при этом массу спор, что способствует выталкиванию их из коробочки после того, как она раскрывается несколькими створками.

Лиственные мхи элатерами не обладают. Проблема равномерного рассеивания спор у них решается благодаря особой структуре – *перистому*, который имеется у всех лиственных мхов, за исключением сфагновых и андреевых мхов (рис. 196). Перистом представляет собой множество мелких зубчиков, расположенных в один или несколько рядов вокруг расширенной части коробочки (урночки). Выше располагается прикрытая крышечкой шейка, которая отграничивается от урночки кольцом, по уровню которого она и отделяется после засыхания

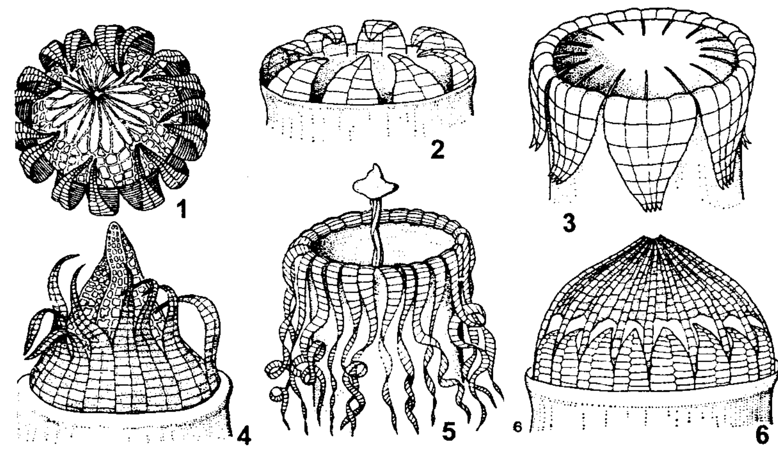


Рис. 196. *Типы перистомов у листостебельных мхов: 1 – тиммия (Timmia); 2 – октоблефарум (Octoblepharum); 3 – улота (Ulota); 4 – фонтиналис (Fontinalis); 5 – тейлория (Tayloria); 6 – цинклидиум (Ginclidium) (по И. И. Абрамову и соавт.)*

коробочки. Подобно элатерам, зубцы перистома гигроскопичны. Во влажную погоду они насыщаются водой, что приводит к их деформации и перекрытию отверстий в коробочке. Споры при этом не выбрасываются, но и вода не может попасть в коробочку. В сухую погоду происходит обратный процесс. Зубцы перистома высыхают и отгибаются наружу, открывая тем самым отверстия в коробочке, и споры, выпадающие из нее, подхватываются ветром и переносятся на расстояния нередко значительно отдаленные от материнского растения. Громадное большинство спор гибнет, попадая в неблагоприятную среду, но спор производится так много, что часть из них обязательно оказывается во влажной почве и там из них прорастает протонема, давая начало молодому гаметофиту. Схема жизненного цикла печеночного мха пеллии показана на рис. 197.

Наряду с описанным выше циклом развития со сменой гаметофитного и спорофитного поколений у мохообразных также широко распространено вегетативное размножение. У печеночников образуются *выводковые*

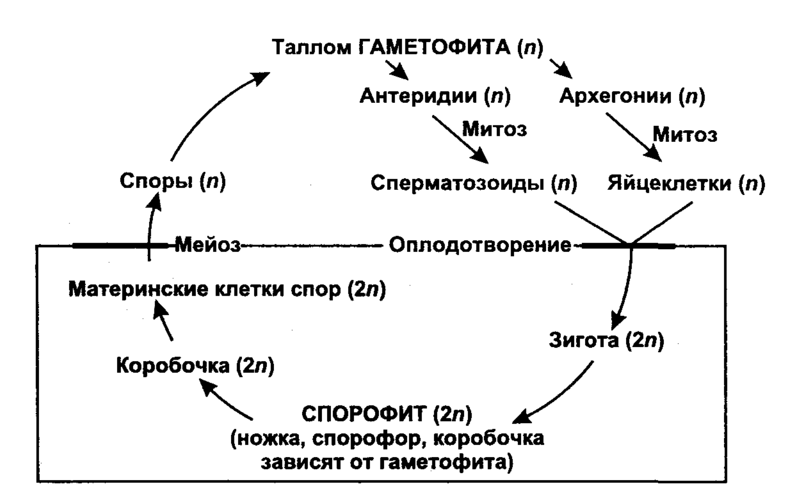


Рис. 197. *Схема жизненного цикла печеночного мха пеллии (Pellia) (по Н. Грину и соавт., с изменениями)*

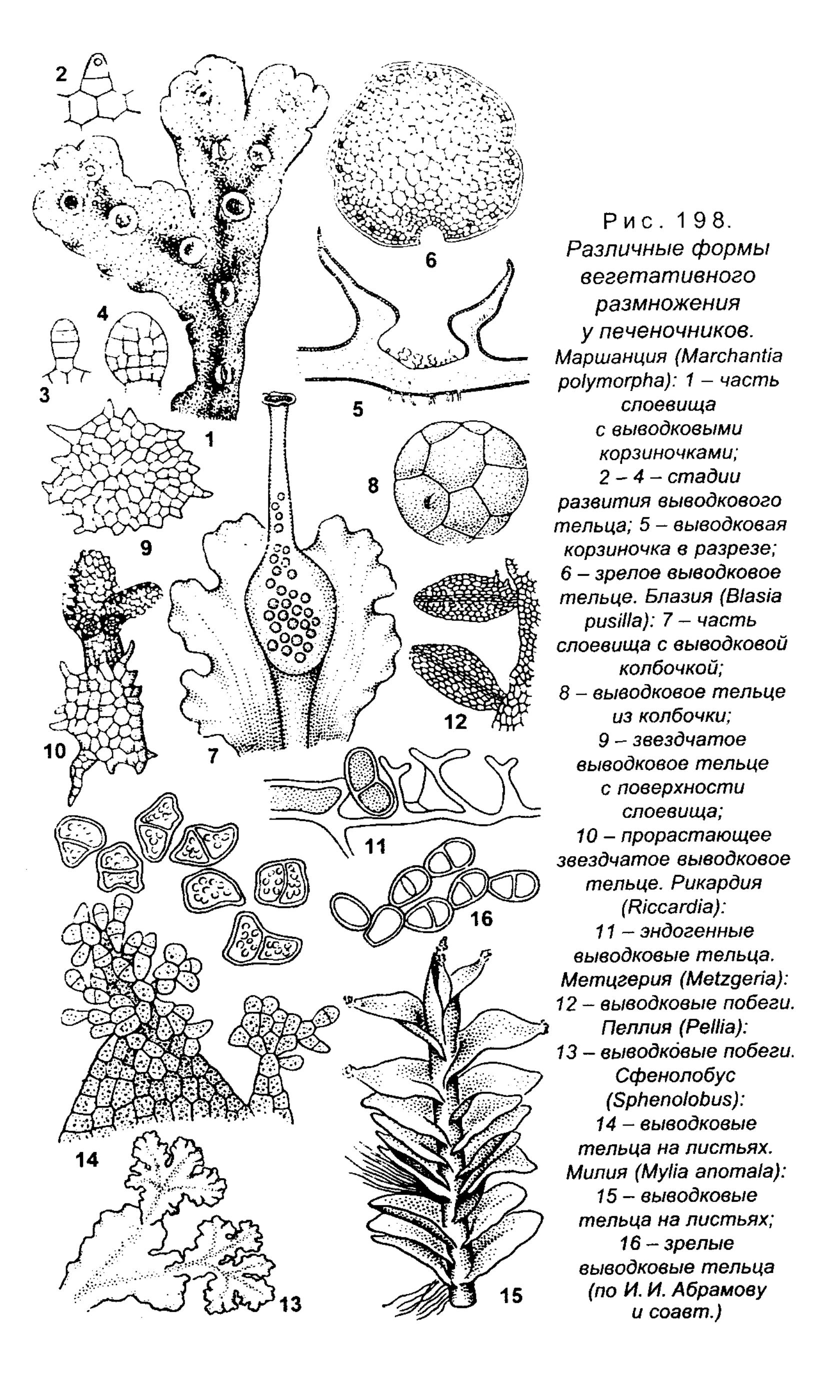
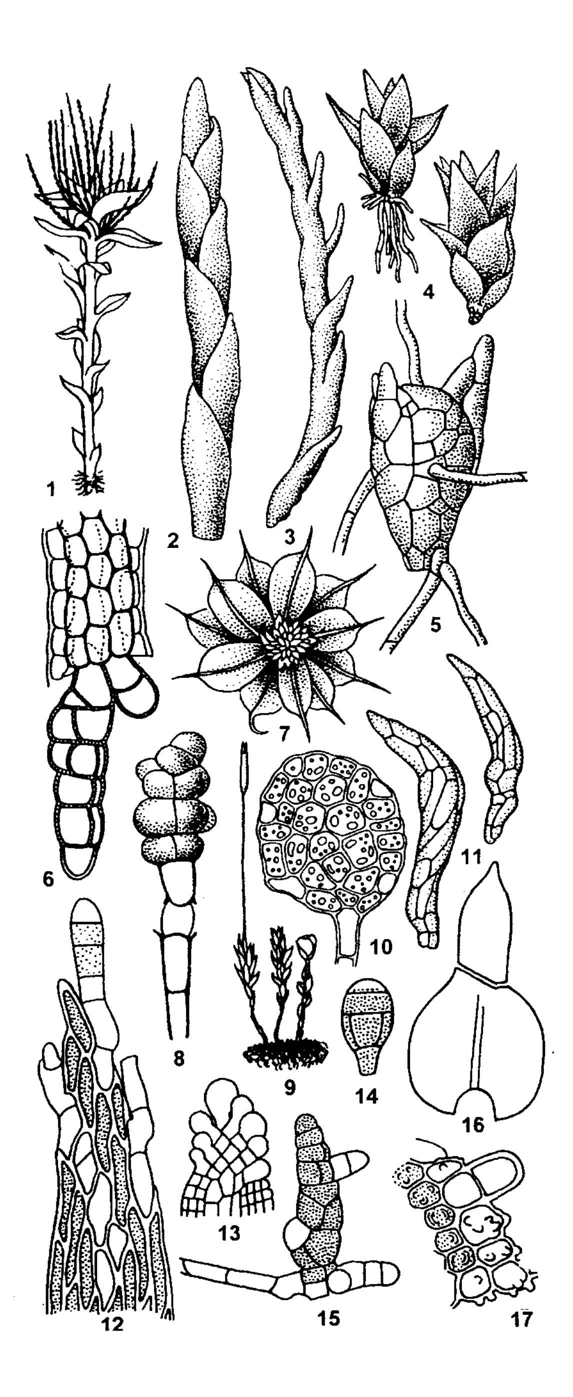


Рис. 198.
Различные формы вегетативного размножения у печеночников.
Маршанция (Marchantia polymorpha): 1 – часть слоевища с выводковыми корзиночками; 2 – 4 – стадии развития выводкового тельца; 5 – выводковая корзиночка в разрезе; 6 – зрелое выводковое тельце. Блазия (Blasia pusilla): 7 – часть слоевища с выводковой колбочкой; 8 – выводковое тельце из колбочки; 9 – звездчатое выводковое тельце с поверхности слоевища; 10 – прорастающее звездчатое выводковое тельце. Рикардия (Riccardia): 11 – эндогенные выводковые тельца. Метцгерия (Metzgeria): 12 – выводковые побеги. Пеллия (Pellia): 13 – выводковые побеги. Сфенолобус (Sphenolobus): 14 – выводковые тельца на листьях. Милия (Mylia anomala): 15 – выводковые тельца на листьях; 16 – зрелые выводковые тельца (по И. И. Абрамову и соавт.)

тельца и *выводковые корзиночки* (рис. 198), а у листостебельных мхов почти из всех структур гаметофита могут образовываться *вторичные протонемы* (рис. 199).

Происхождение мохообразных до сих пор остается неясным. Хорошо сохранившиеся остатки обнаруживаются в отложениях каменноугольного периода, но высокая развитость ископаемых остатков указывает на более ранее появление их предковых форм (по-видимому, в середине палеозойской эры). Непосредственный предшественник мохообразных также не определен, и возможные кандидаты вызывают активные дискуссии среди специалистов-бриологов. По мнению части из них, выраженная индивидуальность мохообразных (их морфологическое строение, преобладание гаметофитного поколения, сильная редукция спорофита и др.) говорит об индивидуальном происхождении этих растений от не установленной формы водорослей.

Согласно другой гипотезе (более распространенной) мохообразные имеют общих предков с другими высшими растениями. На это указывает ряд общих черт, которые, несмотря на очевидные различия, все же имеются. В частности, в спорофитах многих мохообразных обнаружены настоящие (хоть и не функционирующие) устьица, строение которых гомологично устьицам других высших растений. Этот факт позволяет допустить наличие более или менее развитой проводящей системы у предков мохообразных, поскольку трудно понять наличие устьиц без их тесной связи с проводящими структурами. Другим аргументом в пользу общего происхождения всех высших растений, включая мохообразных, является принципиально сходное устройство органов размножения (как полового, так и бесполого). В качестве наиболее вероятных предков сторонники этой гипотезы называют древние примитивные высшие растения – риниофиты, одна из ветвей которых, обитая в условиях обильного увлажнения, утратила проводящую систему. Одновременно с этим происходило упрощение спорофита и, напротив, усложнение гаметофита.



Значение мохообразных в природе довольно ограничено и, в основном, заключается в почвообразовании. Сами эти растения не испытывают потребности в питательном субстрате в той степени, как это присуще другим высшим растениям, поскольку они не обладают корнями и необходимые им вещества способны всасывать всей поверхностью тела. Поэтому мохообразные одними из первых (наряду с лишайниками) заселяют голые скалы и другие места, доселе лишенные растительности, постепенно покрывая их сплошным ковром. Мохообразные мало уязвимы от биотических факторов, потому что очень слабо поражаются микроорганизмами, крайне неохотно поедаются насекомыми, птицами и травоядными животными (чаще всего они их просто не трогают вовсе) и, несмотря на медленный рост (который исчисляется всего лишь несколькими миллиметрами в год), в итоге дали колоссальные залежи торфа, который образуется из-за неполного гниения постепенно отмирающих нижних частей растений (рис. 200). Кроме того, мохообразные участвуют в регуляции водного баланса, так как они задерживают воду и переводят ее в состояние грунтовой. Нередко это приводит к заболачиванию почв и соответственно ухудшению их продуктивности. Следует отметить также способность

Рис. 199. *Вегетативное размножение листостебельных мхов. Трахицистис (Trachycystis flagellaris): 1 – растение с выводковыми ветвями. Дикранум (Dicranum flagellare): 2 – выводковая веточка. Плагиотециум (Plagiothecium elegans): 3 – выводковая веточка. Платигириум (Platygyrium repens): 4 – прорастающая и опавшая выводковые почки. Полия (Pohlia annotina): 5 – прорастающая выводковая почка. Дикранум (Dicranum tauricum): 6 – ломкий лист, образующий протонему и выводковое тело. Тортула (Tortula pagorum): 7 – выводковые листочки на верхушке стебля. Гиофила (Hyophila involuta): 8 – выводковое тело, отделяющееся от подставки. Тетрафис (Tetraphis pellucida): 9 – растения спороносящее, стерильное и с выводковой корзиночкой; 10 – выводковое тело. Полия (Pohlia proligera): 11 – выводковые почки. Плагиотецилла (Plagiotheciella latebricola): 12 – верхушка листа с выводковыми телами. Гриммия (Grimmia anomala): 13 – ранняя стадия образования выводковых тел на верхушке листа. Диходонциум (Dichodontium pellucidum): 14 – выводковое тело. Дикрановейсия (Dicranoweisia cirrata): 15 – прорастающее выводковое тело. Гаплогимениум (Haplohymenium triste): 16 – ломкий лист; 17 – прорастающая верхушка листа (по И. И. Абрамову и соавт.)*

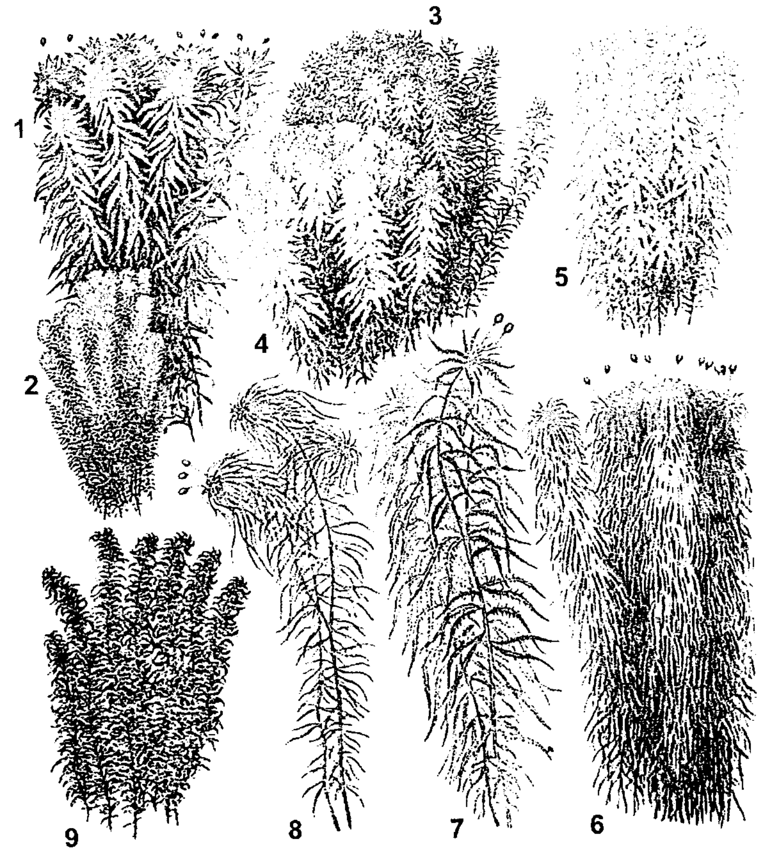


Рис. 200. *Сфагновые мхи:*
1 – сфагнум магелланский (Sphagnum magellanicum); 2 – сфагнум бурый (Sphagnum fuscum); 3 – сфагнум ленский (Sphagnum lenense); 4 – сфагнум Онгстрёма (Sphagnum aongstroemii); 5 – сфагнум балтийский (Sphagnum balticum); 6 – сфагнум дубравный (Sphagnum nemoreum); 7 – сфагнум оттопыренный (Sphagnum squarrosum); 8 – сфагнум береговой (Sphagnum riparium); 9 – сфагнум прорезной (Sphagnum perfoliatwn) (по «Жизнь растений», т. 4)

мохообразных накапливать в своем теле соли тяжелых металлов и радионуклеиды.

Использование мохообразных в хозяйственной деятельности человека более значительно и, в основном, основывается на эксплуатации торфа. По залежам торфа Россия занимает первое место в мире. На отдельных

месторождениях толщина торфяного пласта может быть весьма значительной и достигать нескольких метров (до десяти). Чаще всего торф используют в сельском хозяйстве в качестве органического удобрения и как мульчирующий субстрат для улучшения аэрационного качества тяжелых глинистых почв, делая их структуру более «легкой». Торф используется как топливо. Кроме того, торф активно применяется в строительной индустрии благодаря своим высоким теплоизолирующим свойствам. Менее широко мохообразные используются в медицине. В частности, сфагнум обладает бактерицидным свойством и хорошо впитывает, что позволило широко применять его во время Второй мировой войны (дешевизна и распространенность мха была в тот период особенно важна в условиях повсеместного дефицита медикаментов).

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Какое поколение преобладает в жизненном цикле мохообразных?

2. Как организованы их гаметофит и спорофит?

3. Чем отличается строение гаметофитов печеночных и листостебельных мхов?

4. Как осуществляется половое размножение мохообразных? Какое поколение размножается половым способом?

5. Какие половые органы развиваются у мохообразных?

6. Как происходит оплодотворение у мохообразных?

7. Опишите строение спорофита мохообразных. Откуда спорофит получает питательные вещества?

8. Каким способом размножается спорофит?

9. Как происходит развитие и распространение спор?

10. Как прорастает спора и развивается гаметофит?

11. Как осуществляется вегетативное размножение мохообразных?

12. Какова роль мхов в образовании торфа?

ОТДЕЛ ПАПОРОТНИКООБРАЗНЫЕ (PTERIDOPHYTA)

Этот отдел включает в себя группу растений, у которых преобладающим поколением является спорофит. Морфологическое строение папоротникообразных значительно более сложно, чем мохообразных, однако это относится исключительно к спорофиту. Гаметофит, напротив, в значительной мере упростился.

Спорофиты всех современных папоротникообразных имеют прекрасно развитую проводящую систему. Полагают, что наличие этой системы и предопределило гегемонию диплоидного поколения. В свою очередь, появление и развитие проводящих элементов напрямую связано с расчленением тела папоротникообразных на вегетативные органы, главными из которых являются корень и побег (подробнее об органах растений рассказано в соответствующем разделе), и направленный транспорт веществ из одного органа в другой требует наличия соответствующих специализированных структур, соединяющих эти органы. Все органы папоротникообразных являются истинными, поскольку развиваются на спорофите (в отличие от вегетативных органов мохообразных, принадлежащих гаметофиту).

Папоротникообразные являются первыми сосудистыми растениями на Земле. Однако проводящие элементы ксилемы у них за редким исключением представлены не сосудами, а трахеидами. Флоэма также устроена довольно просто и состоит из ситовидных клеток, у которых ситовидные поля разбросаны по всей поверхности клеточной стенки. По уровню развития проводящих элементов данный отдел весьма геторегенен и, наряду с откровенно примитивными вариантами, можно обнаружить формы, у которых проводящие структуры достигли серьезного совершенства. Как правило, они образуют внутри органов четко выраженные проводящие пучки. В подавляющем большинстве случаев между флоэмой и ксилемой в пучках отсутствует камбий, и растения не способны к вторичному утолщению. Не исключено,

что отсутствие камбия носит вторичный характер, поскольку у многих ископаемых древовидных папоротникообразных вторичное утолщение имело место. Наличие организованной проводящей системы привело к появлению осевого цилиндра – стели. Причем у разных папоротникообразных можно обнаружить различные типы осевых цилиндров – от примитивных (протостель) до весьма сложно устроенных.

Споры развиваются в спорангиях на листьях (спорофиллах) из поверхностных клеток – эпидермальных и субэпидермальных. Такие листья у одних форм могут одновременно фотосинтезировать, а у других специализируются и морфологически отличаются от трофофиллов. В последнем случае спорофиллы обычно собираются в группы – колоски, или *стробилы*, занимающие терминальное положение на побеге. Внутри спорангия из спорогенной ткани развиваются споры. Необходимые для своего развития вещества они получают из выстилающего спорангий слоя клеток *тапетума*. Сам спорангий защищен стенкой, которая предохраняет от высыхания спорогенную ткань.

Папоротникообразные подразделяются на *равноспоровые* и *разноспоровые*, в зависимости от соотношения размеров формирующихся спор. У равноспоровых все споры одинаковые и прорастающий из них гаметофит является однодомным. Такие споры образуются в спорангии из материнских клеток спор, которые, делясь **мейозом**, дают начало тетраде (четырем) совершенно одинаковых спор. У разноспоровых формируются спорангии двух типов – *микроспорангии* и *мегаспорангии*. В микроспорангиях из материнских клеток спор в больших количествах образуются тетрады мелких спор – *микроспоры*, из которых впоследствии прорастают мужские гаметофиты с антеридиями. В мегаспорангиях, также в результате мейоза, из материнских клеток спор образуются очень крупные *мегаспоры*. Их всегда немного (часто только одна), потому что бóльшая часть спор погибает. Уменьшение количественного выхода мегаспор, очевидно, вызвано тем обстоятельством, что

на их образование и развитие затрачивается значительно больше органического материала, нежели на аналогичные процессы формирования микроспор. Согласно эволюционной теории от разноспоровых папоротникообразных произошли все семенные растения.

Сформировавшаяся зрелая спора защищена оболочками. Обычно их две: внутренняя – *эндоспорий* и наружная – *экзоспорий*. Причем поверхностный рисунок экзоспория имеет важное систематическое значение, поскольку разнится у представителей разных видов.

Если спорофит папоротникообразных развит очень хорошо и имеет весьма сложное внешнее и внутреннее строение, то гаметофит, напротив, в значительной мере редуцирован. Чаще всего он имеет вид нежной зеленой пластинки или нити и называется *заростком*. У некоторых форм гаметофит редуцирован еще в большей степени, при этом он не покидает споры, не фотосинтезирует и живет за счет питательных веществ, накопленных в процессе формирования споры. На нижней поверхности заростка образуются нитевидные ризоиды и развиваются немногочисленные половые органы (часто в единичном числе) – архегонии и антеридии. У равноспоровых на одном заростке формируются половые органы обоих типов (однодомный гаметофит), у разноспоровых из микроспоры прорастает мужской гаметофит, на котором развиваются антеридии, а из мегаспоры прорастает женский гаметофит, дающий начало архегониям. Образующиеся в больших количествах дву- или многожгутиковые сперматозоиды выходят из антеридия. Затем сперматозоид проникает в архегоний и сливается там с яйцеклеткой, в результате чего образуется диплоидная зигота. *Оплодотворение у папоротникообразных возможно лишь при наличии капельно-жидкой воды*, что также имеет аналогию с мохообразными. Именно по этой причине большинство папоротникообразных тяготеют к местам с высокой степенью влажности, хотя и в меньшей степени, чем мохообразные.

Зигота многократно делится, и в итоге образуется многоклеточный зародыш, состоящий из зародышевых

органов: корешка, стебелька и листочка, кроме того, зародыш имеет ножку, проникающую в ткань гаметофита. Через ножку неспособный к самостоятельному синтезу органических веществ зародыш получает необходимые для своего развития соединения из фотосинтезирующего гаметофита. У большинства папоротникообразных гаметофит живет недолго, и как только на развивающемся спорофите появляются функционирующие корни и листья, постепенно отмирает (обычно на это уходит несколько недель, исключение составляют плауны, у которых гаметофит живет до нескольких лет).

Современные папоротникообразные в большинстве являются травянистыми растениями, хотя в тропических лесах произрастают и древовидные формы. Однако в предыдущих геологических эрах древовидные папоротникообразные составляли основу лесов. В условиях теплого и очень влажного климата они заселяли многочисленные болота, и конкуренция за наиболее освещенные места привела к возникновению массивных растений высотой до 30 м и нескольких метров в поперечнике. Разумеется, это оказалось возможным благодаря наличию в проводящих пучках камбия, обеспечивающего вторичный рост. Появление древовидных форм отмечено в отложениях девонского периода палеозойской эры. В последующем за ним каменноугольном периоде древовидные папоротникообразные доминировали среди живших в ту эпоху растительных организмов и их остатки со временем сформировали залежи каменного угля, которые в некоторых местах достигают колоссальной толщины.

Несмотря на то что значительная часть папоротникообразных вымерла в предыдущих геологических эпохах, не выдержав конкуренции с более высокоорганизованными семенными растениями, до нашего времени благополучно дожили разнообразные представители трех основных классов этого отдела: *папоротниковидные*, *клинолистовидные* (*членистые*) и *плауновидные*. Кроме них, в настоящее время на Земле живут еще четыре вида из класса *псилотовых*, имеющих очень простую организацию.

Класс папоротниковидные (Pteropsida)

Тело папоротниковидных расчленено на корень и побег. Следует отметить, что корень имеется не у всех представителей класса. В частности, он отсутствует у сальвиний, но это носит вторичный характер и связано со средой обитания. Зародышевый корешок рано отмирает, и корни папоротниковидных отрастают на стебле и листьях, т.е. по своему происхождению они являются придаточными. Нередко корни ветвятся и в итоге образуют корневую систему, достаточно мощную, чтобы надежно снабжать водой и минеральными веществами надземную часть растения.

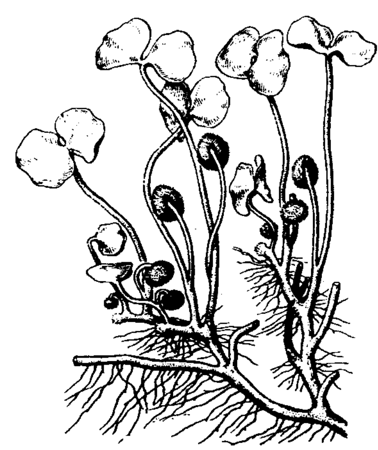


Рис. 201. *Регнеллидиум двулистный (Regnellidium diphyllum) (по М.Д. Махлину и соавт.)*

Стебли папоротниковидных, за исключением древовидных форм, развиты относительно слабо и часто почти полностью располагаются в почве. Морфологически они довольно разнообразны и могут быть ползучими (рис. 201) или вьющимися (рис. 202) (такие стебли еще называют корневищами) или прямостоячими (у древовидных форм) (рис. 203). Длина стебля у разных форм варьирует от нескольких миллиметров до 25 м. Укороченные стебли некоторых папоротников напоминают клубни (рис. 204). У многих папоротников стебель ветвится.

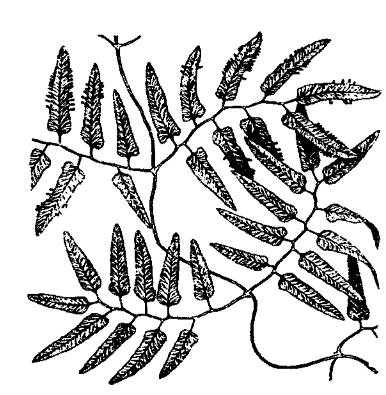


Рис. 202. *Лигодиум вьющийся (Lygodium volubile), часть листа (по А. Е. Боброву)*

Проводящие элементы стебля папоротниковидных образуют хорошо развитые осевые цилиндры – стелы (см. рис. 117). У большинства ныне живущих папоротников имеются различные типы сифоностелы (рис. 205), но у отдельных форм можно встретить и другие стелы (от примитивной протостелы до весьма совершенной эустелы). Наличие хорошо развитых листьев у папоротниковидных объясняет присутствие обширных листовых следов в стеле. Напоминаем, что *лакуной*, или *листовым прорывом*, называется участок осевого цилиндра, который располагается над областью отхождения листового следа и заполнен паренхимой.



Рис. 203. *Древовидный папоротник циатея грязноватая (Cyathea contaminans) в горном лесу на острове Ява (по В. Н. Гладковой)*

На листья у папоротниковидных приходится основная часть биомассы растения. Как правило, они имеют очень крупные размеры, т. е. для папоротниковидных характерна *макрофиллия* (у некоторых видов длина листьев

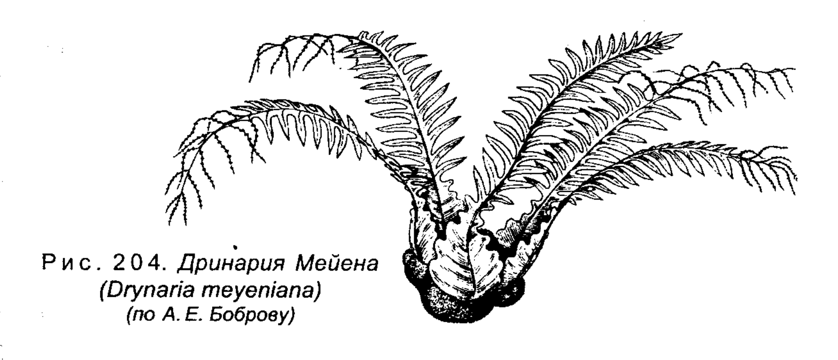


Рис. 204. *Дринария Мейена (Drynaria meyeniana) (по А. Е. Боброву)*

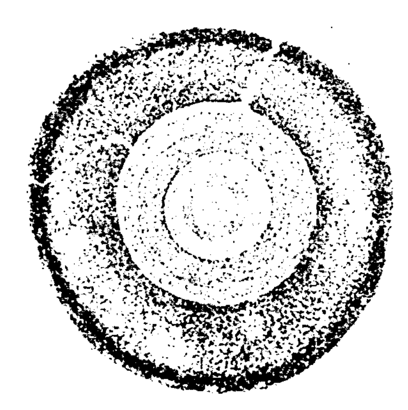


Рис. 205. *Поперечный срез корневища матонии гребневидной (Matonia pectinata); видна полициклическая сифоностела (по В. Н. Гладковой)*

может превышать 30 м). Раньше (а нередко и в настоящее время) большие листья папоротников называли *вайями* (*греч.* baion – пальмовая ветвь). Полагают, что они возникли в результате дорзо-вентрального уплощения целых ветвей предковых форм (вероятнее всего риниофитов), доказательством чему служат ископаемые остатки древних папоротников, у которых наблюдаются переходные стадии уплощения целых крупных ветвей. Кроме того, несомненным аргументом в пользу сказанного служит наличие апикальной меристемы у листьев, что обеспечивает им (подобно стеблям) верхушечный рост.

Морфология листа у различных папоротниковидных весьма разнообразна. Прежде всего это относится к форме и размерам. За исключением относительно немногих форм с сидячими листьями, у большинства папоротников листья имеют выраженный черешок, посредством которого они соединяются со стеблем. Очень редко листовая пластинка остается цельной, у подавляющего большинства представителей класса она более или менее сложно расчленена. В наиболее примитивном варианте оно дихотомическое (что неудивительно, если учесть происхождение самого органа от уплощенных ветвей предшественников, которые сами ветвились сходным образом), но значительно чаще листья имеют одно-, дву- или многоперистое расчленение. При этом стержень листа, являющийся продолжением черешка, называется *рахисом*, а остальные оси, находящиеся на нем (если лист дву- или многоперистый), – черешочками (рис. 206). Сами листовые пластинки (они называются *перьями* – пластинки

от первой до последней генерации или *перышками* – пластинки последней генерации) могут быть цельными или в определенной мере рассеченными.

Внутри листа обнаруживается хорошо развитая проводящая система, образованная проводящими пучками. Проекция пучков на поверхности носит название жилок листа, а их совокупность называется жилкованием. У примитивных форм оно дихотомическое и не образует внутри листовой пластинки сплошной сети (специалисты называют такое жилкование открытым). Поэтому появившееся значительно позже сетчатое жилкование считается более прогрессивным, поскольку формирует внутри листа густую сеть из проводящих пучков с многочисленными перемычками между ними. Такой тип

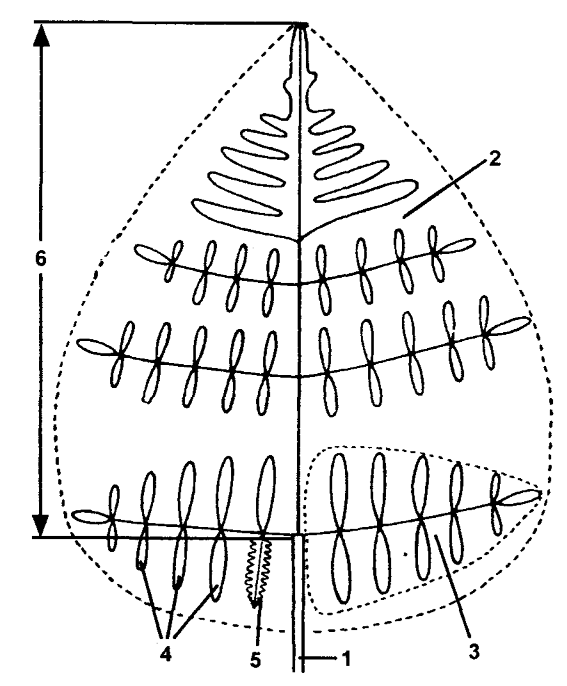


Рис. 206. *Строение листа папоротника (схема): 1 – черешок; 2 – пластинка листа; 3 – перо первого порядка; 4 – перышки (или перья второго порядка); 5 – лопасть перышка; 6 – рахис (по А. Л. Тахтаджяну)*

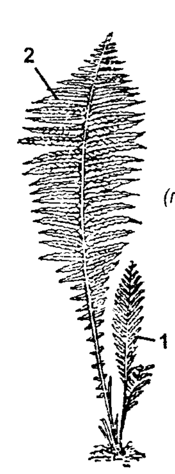


Рис. 207. *Оноклея (Onoclea strutbiopteris): 1 – спорофилл; 2 – трофофилл (по Н.А.Комарницкому и соавт.)*

жилкования позволяет эффективнее транспортировать необходимые для жизнедеятельности растения вещества.

Листья большинства папоротниковидных совмещают две функции: фотосинтетическую и репродуктивную. Однако у отдельных форм встречается специализация. В этом случае часть листьев служит для развития спорангиев, утрачивая при этом хлорофилл и способность к фотосинтезу. Такие листья называются *фертильными* (*лат.* fertilis – плодородный, плодоносный, плодовитый), или *спорофиллами* (*греч.* spora – семя, phyllon – лист). На других листьях – *трофофиллах* (*греч.* trophe – питание, phyllon – лист) – спорангии не образуются, и они, активно фотосинтезируя (благодаря наличию хорошо развитой хлоренхимы), снабжают органическими соединениями все тело растения, в том числе и фертильные листья со спорангиями (рис. 207).

Спорангии на листьях располагаются тремя основными способами. У наиболее примитивных ископаемых форм органы бесполого размножения занимают *верхушечное* расположение на листьях, подобно спорангиям риниофитов (разумеется, листья у последних еще отсутствовали, и данная аналогия указывает на терминальное расположение спорангиев на теломах предков папоротниковидных). Среди современных папоротников отсутствует строго терминальное расположение спорангиев,

Рис. 208. *Гельминтостахис (Helmintostachys zeylanica) (по Н. А. Комарницкому и соавт.)*

но у самых простых (ужовниковые) можно встретить близкие к этому варианты (рис. 208).

Более поздним стало *краевое* расположение спорангиев на листовой пластинке (рис. 209). Специалисты связывают этот тип расположения с уплощением ветвей риниофитов в процессе эволюции листа, в результате чего спорангии оказывались оттесненными на край органа.

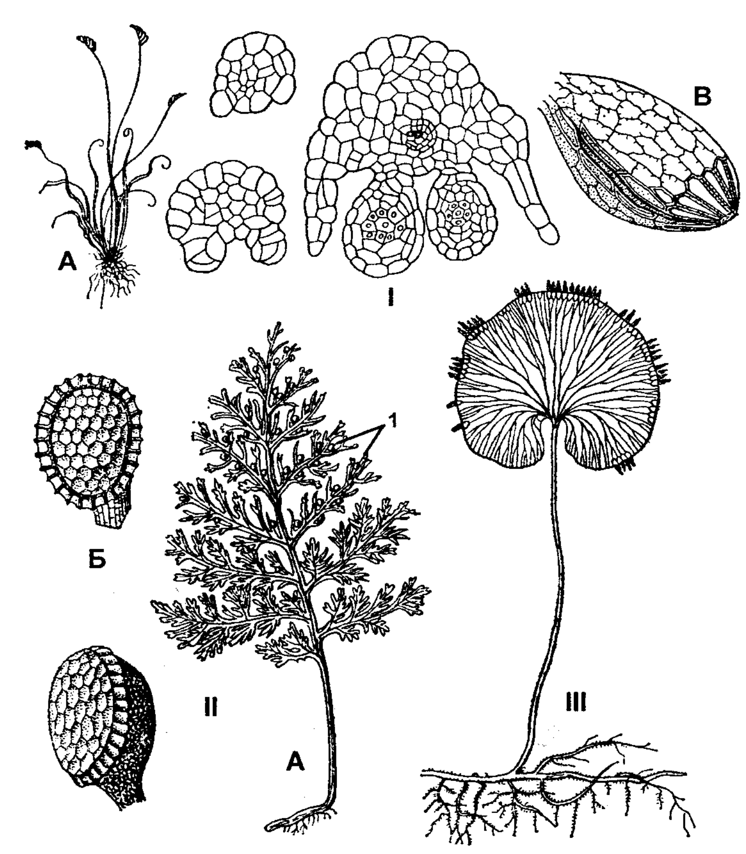


Рис. 209. *Схизейные и гименофилловые: I – схизея: А – общий вид Schizaea pusilla; Б – стадии развития спорангиев (по краю листа Sen. rupestris); В – спорангий Schizaea bifida (кольцо верхушечное, с продольной трещиной); II – гименофилл (Hymenophyllum dilatatum): А – общий вид (1 – расположенные по краю листа спорангии); Б – спорангии с полным косым кольцом; III – трихоманес (Trichomanes reniforme) (по Н. А. Комарницкому и соавт.)*

Среди современных папоротников краевое нахождение спорангиев распространено довольно широко.

Самым прогрессивным способом расположения, несомненно, является *поверхностное*, которое появилось позднее всех других и у современных папоротников наиболее распространено. В этом случае спорангии развиваются не на верхушках листьев или их краях, а на нижней поверхности листа (рис. 210). Такое расположение в наименьшей степени мешает фотосинтезу (поскольку он наиболее интенсивен на верхней, наиболее освещенной стороне листа) и в наибольшей защищает спорангий.

Закладка спорангия начинается с обособления от общей массы особых инициальных клеток, из которых в последующем разовьется спорангий (рис. 211).

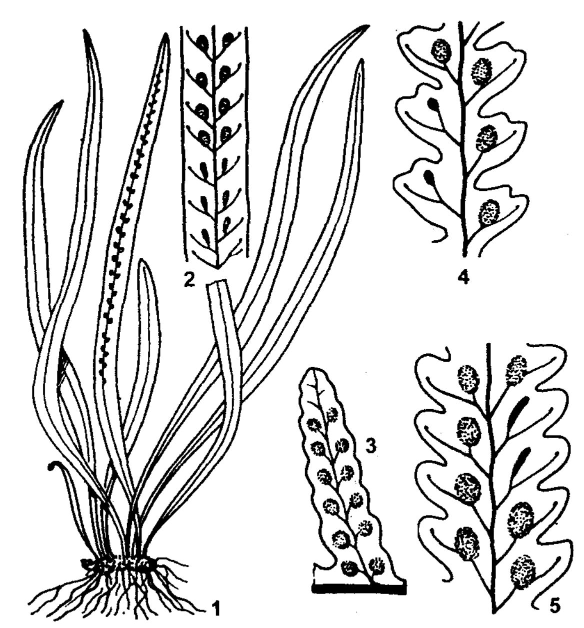


Рис. 210. *Общий вид и расположение сорусов на листьях папоротников семейства граммитисовых:*
1 – граммитис усыпанный (Grammitis adspersa) – общий вид; 2 – граммитис усыпанный – часть листа с сорусами (увел.); 3 – ктеноптерис небольшой (Ctenopteris subminuta) – перо (увел.); 4 – ксифоптерис Иеронима (Xiphopteris hieronimiisii) – часть листа с сорусами (увел.); 5 – ксифоптерис рассеянноволосистый (Xiphopteris sparsipilosa) – часть листа с сорусами (увел.) (по Т. Д. Суровой)

В более примитивном случае инициальных клеток много и спорогенная ткань оказывается окруженной многоклеточной оболочкой. Среди ныне живущих папоротников такое встречается нечасто. У большинства современных форм начало будущему спорангию дает лишь одна инициальная клетка. В результате спорангий оказывается окруженным однослойной стенкой (см. далее рис. 213-II). Такой способ считается более продвинутым, потому что большая часть усилий растения затрачивается не на формирование стерильной стенки, а непосредственно на развитие спорогенной ткани.

У просто организованных папоротников (формы с терминальным и краевым типами расположения) спорангии

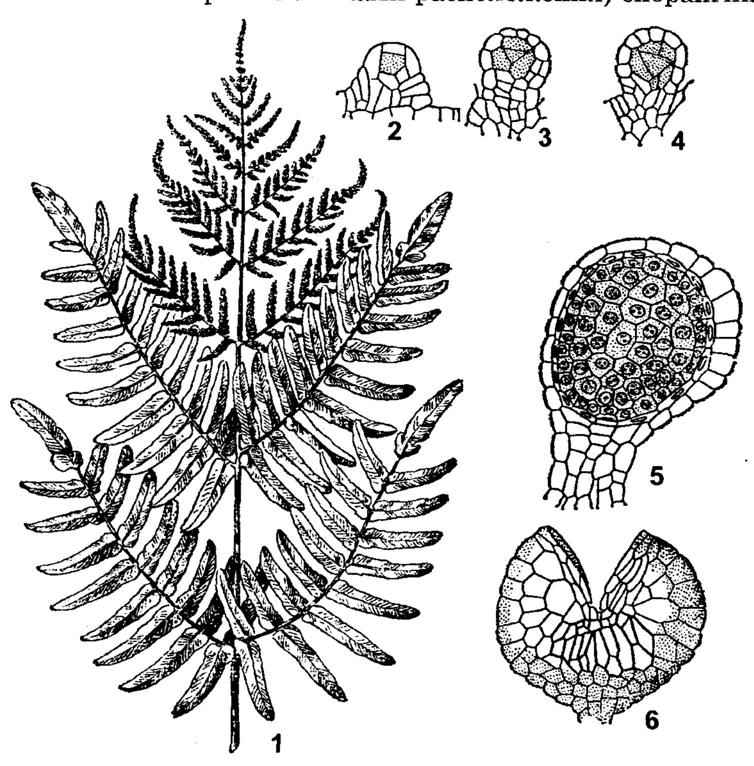


Рис. 211. *Осмунда (Osmunda regalis):*
1 – разделение листьев на бесплодные и спороносные сегменты; 2 – 5 – стадии развития спорангия; 6 – зрелый вскрывшийся спорангий (по Н. А. Комарницкому и соавт.)

располагаются поодиночке. И лишь у видов с поверхностным расположением спорангия последние закладываются группами – *сорусами* (*греч.* soros – куча) (рис. 212). В большинстве случаев спорангии в сорусе защищены выростом листа – покрывалом, или *индузием* (*лат.* indusium – верхняя туника), и лишь наиболее просто устроенные скопления спорангиев не имеют защитных структур. Развитие спорангиев в сорусе может быть одновременным или осуществляться в разные сроки. Полагают, что в последнем случае растения имеют некоторые преимущества. В частности, одновременное созревание спор может совпасть с ухудшением условий обитания растения, что может быть причиной гибели всего генеративного материала. Что касается последовательного развития спорангиев, то здесь выход спор происходит по мере их созревания, и процесс оказывается более или менее пролонгированным. При изменении действия различных факторов окружающей среды это дает шанс хотя бы для части спор оказаться в выгодных для их прорастания условиях.

Выход спор из созревших спорангиев у наиболее примитивных папоротников осуществляется через округлое или щелевидное отверстие, расположенное на верхней части спорангия (см. рис. 211-6). Среди современных папоротниковидных это встречается редко. У большинства же на стенке спорангия образуются специализированные структуры, обеспечивающие его раскрытие. Они представляют собой группу клеток с неравномерно утолщенными стенками и в своей совокупности называются *кольцом* (рис. 213). У разных папоротников кольца могут иметь самые разнообразные особенности, при этом выделяют три основных типа колец – поперечное, косое и продольное.

Бóльшая часть папоротников продуцируют одинаковые по размеру и форме споры, т. е. являются *равноспоровыми растениями*. Однако имеется немало разноспоровых папоротников, например сальвиниевые. Полагают, что разноспоровость возникала несколько раз у различных групп ископаемых папоротниковидных.

Строение споры достаточно типично, хотя и чрезвычайно разнообразно в деталях. Покровы образуют две

оболочки: внутренняя – интина (*лат.* intus – внутри) и наружная – экзина (*англ.* exine extine, *лат.* extimus – внешняя оболочка). Последняя как раз и демонстрирует

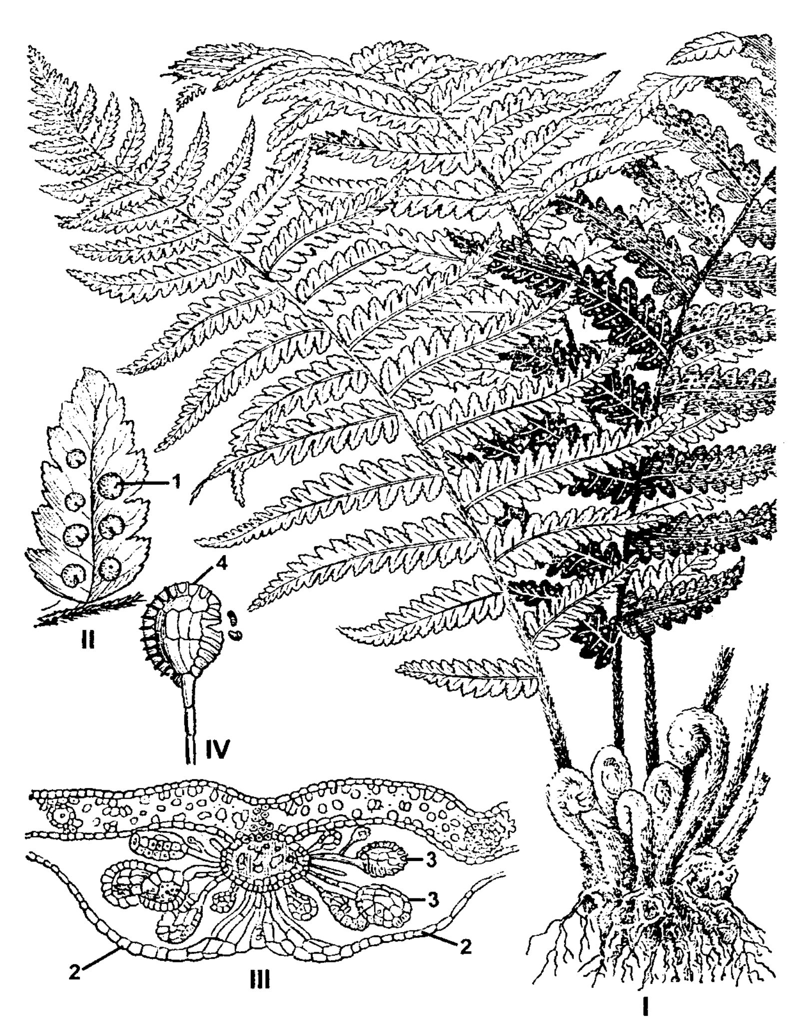


Рис. 212. *Мужской папоротник (Dryopteris filix-mas):*
I – взрослое растение (спорофит) с молодыми улиткообразно скрученными листьями; II – часть листа с сорусами, одетыми покрывалами (1 – сорус); III – поперечный разрез через лист с сорусом (2 – индузий, 3 – спорангии); IV – спорангий с кольцом (4 – кольцо) (по Н. А. Комарницкому и соавт.)

широкую морфологическую вариабельность у разных групп. Это обстоятельство охотно используют систематики для решения спорных вопросов, касающихся таксономического положения сходных по своему строению форм различных папоротников.

Споры рассеиваются в очень больших количествах, но громадное большинство из них попадает в агрессивную среду и погибает. Лишь небольшая часть спор оказывается в благоприятных условиях, и после определенного периода покоя они прорастают. Следует отметить, что не всегда перед прорастанием споры выдерживают паузу. У ряда форм, обитающих во влажном климате в дождевых тропических лесах, споры имеют хлоропласты и поэтому окрашены в зеленый цвет, хотя у большинства папоротников споры имеют темную окраску, потому что содержат не хлоропласты,

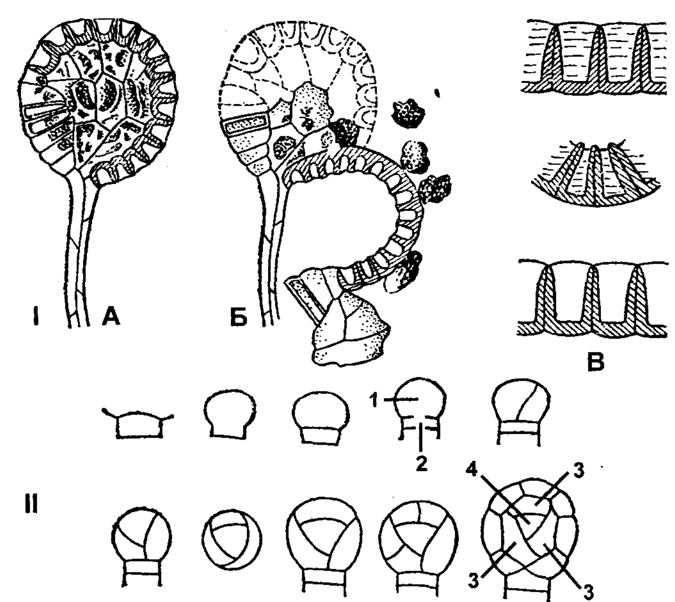


Рис. 213. *Лептоспорангиатные папоротники:*
I – спорангий с кольцом и раскрывание спорангия: А – зрелый спорангий; Б – раскрывшийся спорангий; В – клетки кольца; II – развитие спорангия (1 – клетка, дающая начало спорангию; 2 – клетка, образующая ножку спорангия; 3 – выстилающий слой; 4 – археспорий) (по Н. А. Комарницкому и соавт.)

а их предшественники – пропластиды. Такие споры прорастают сразу. Иногда зеленые споры продуцируют папоротники, произрастающие в менее влажном климате, в частности умеренном, но у них это происходит не регулярно, а лишь в случае затяжных дождей.

Споры прорастают при высокой влажности и температуре выше +15°С. Кроме того, споры большинства папоротников для прорастания нуждаются в свете. В ряде случаев прорастание осуществляется как на свету, так и в темноте или только в темноте.

Из споры прорастает гаметофит (рис. 214). У равноспоровых папоротников он представляет собой вполне самостоятельное растение с хорошо развитой ассимилирующей тканью, а потому способен сам снабжать себя необходимыми органическими соединениями. Однако даже такой гаметофит очень нежен и лишен покровов, защищающих его от высыхания, по этой причине гаплоидная фаза папоротников развивается только в условиях достаточного увлажнения. Морфологически гаметофит большинства равноспоровых папоротников имеет вид зеленой пластинки, уплощенной в дорзо-вентральном направлении. Очень часто он имеет сердцевидную форму (между лопастями такого гаметофита находится точка роста) (см. далее рис. 216-А), хотя это имеет место далеко не у всех папоротников (рис. 215, см. рис. 214). Обычно гаметофит очень маленький – всего около 0,5 см в поперечнике, но у наиболее примитивных представителей гаметофит может достигать относительно значительных размеров (до 5 см) и иметь разнообразную форму, к тому же он гораздо более долговечен. На вентральной (обращенной к субстрату) поверхности гаметофита образуются многочисленные нитевидные ризоиды, которые связывают его с субстратом, а также способствуют поглощению воды.

На гаметофите равноспоровых папоротников развиваются половые органы (рис. 216-А). Как правило, на одном растении имеются как антеридии, так и архегонии, т. е. гаметофит однодомен. При этом у большинства папоротников мужские органы возникают несколько раньше женских. Как показали исследования, этим

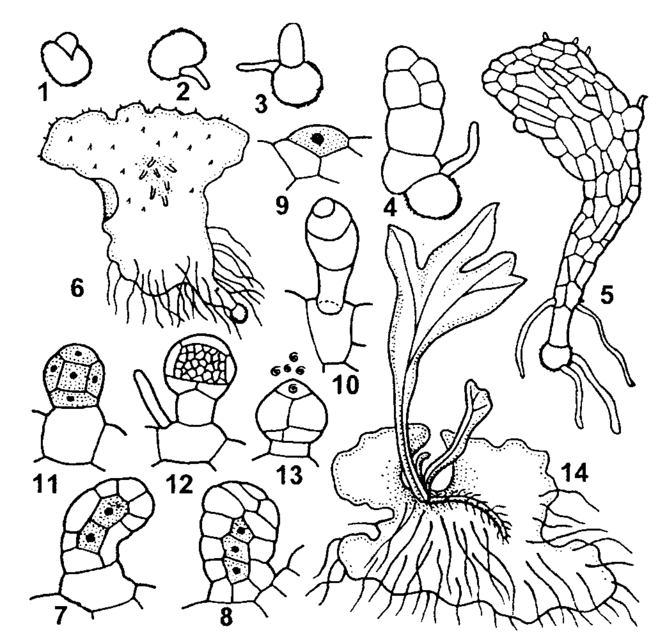


Рис. 214. *Развитие гаметофита даваллии мелкозубчатой (Davallia denticulata):*
1, 2, 3 – стадии развития нитчатой формы гаметофита; 4, 5 – формирование лопатчатого гаметофита; 6 – зрелый гаметофит с несколькими архегониями и антеридиями; 7, 8 – стадии развития архегония; 9, 10, 11, 12, 13 – стадии развития антеридия; 14 – молодой спорофит на гаметофите (по Т. Д. Суровой)

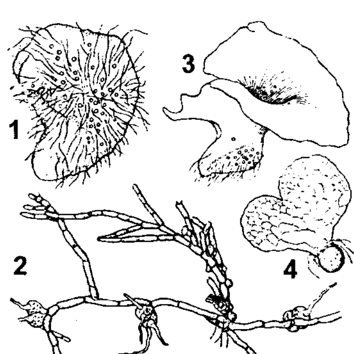


Рис. 215. *Гаметофиты схизейных:*
1 – актиностахис малоколосый (Actinostachys oligostachys); 2 – схизея маленькая (Schizaea pusilla); 3 – мория кафрская (Mohria caffrorum); 4 – лигодиум японский (Lygodium japonicum) (по Т. Н. Поповой)

управляют особые соединения, обладающие активностью гормонов. Более раннее развитие антеридиев называется *протандрией*, в отличие от *протогинии*, когда раньше развиваются архегонии.

Количество половых органов, образующихся на одном гаметофите папоротниковидных, относительно небольшое.

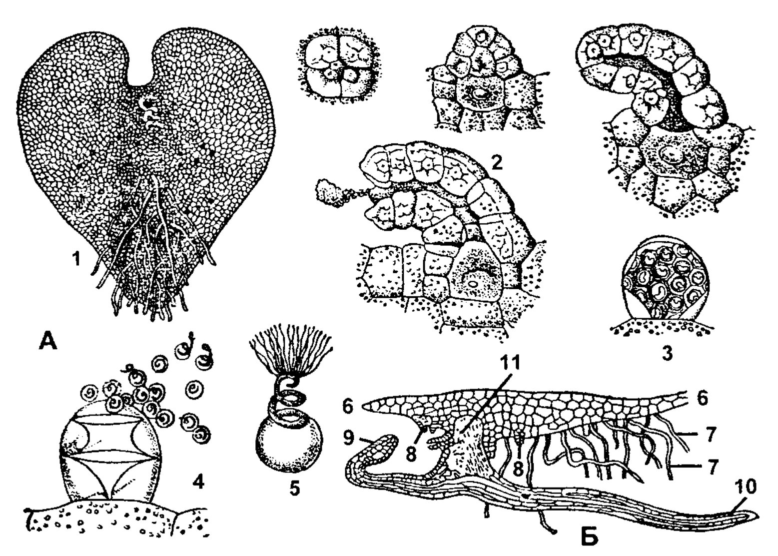


Рис. 216. *Заросток и молодой спорофит папоротников:*
А – мужской папоротник (Dryopteris filix-mas); 1 – заросток; 2 – развитие архегония; 3 – зрелый антеридий; 4 – антеридий в момент выхода многожгутиковых сперматозоидов; 5 – сперматозоид; Б – Adianthum (поперечный разрез заростка и зародыша): 6 – заросток; 7 – ризоиды; 8 – неоплодотворенные архегонии; 9 – первый лист зародыша – «семядоля»; 10 – первичный корень; 11 – ножка (по Н. А. Комарницкому и соавт.)

При этом у более высокоорганизованных форм отмечается определенное упрощение их строения. В особенности это относится к мужским органам. В частности, у примитивных папоротников в крупных антеридиях, погруженных в ткань гаметофита, образуются многочисленные сперматозоиды. У более сложно организованных форм антеридии возвышаются на подставках и имеют меньшие размеры, соответственно количество развивающихся в них сперматозоидов значительно меньше.

Как и у всех папоротникообразных (а также мохообразных), *оплодотворение папоротниковидных осуществляется только в присутствии капельно-жидкой воды.* Снабженные многочисленными жгутиками и потому подвижные гаплоидные сперматозоиды выходят из антеридиев и, привлекаемые химическими соединениями, которые выделяют архегонии, подплывают к ним, проникают через шейку в брюшко и сливаются с находящейся там

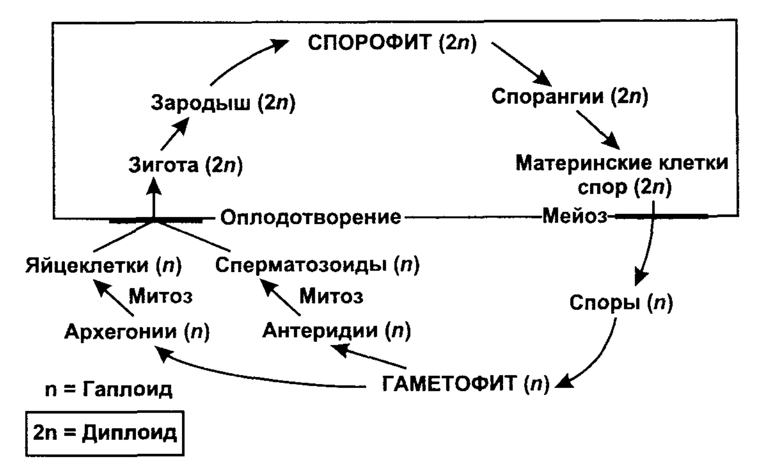


Рис. 217. *Схема жизненного цикла равноспорового папоротника Dryopteris filix-mas (по Н. Грину и соавт., с изменениями)*

гаплоидной яйцеклеткой. В результате *образуется зигота с диплоидным набором хромосом в ядре*. Несмотря на количество оплодотворенных яйцеклеток, лишь одна зигота развивается и дает начало многоклеточному зародышу. Остальные при этом погибают и не мешают развитию молодого спорофита, который первоначально нуждается в значительном количестве органического материала для построения своего тела. Такое течение событий представляется весьма рациональным, если учесть, что гаметофит изначально имел небольшие размеры и, безусловно, не смог бы обеспечить развитие сразу нескольких зародышей. Вскоре у растущего зародыша образуются функционирующие корни и фотосинтезирующие органы, после чего он способен самостоятельно жить и становится независимым от материнского гаметофита (рис. 216-Б). Сам гаметофит вскоре после этого отмирает. Схема жизненного цикла равноспорового папоротника показана на рис. 217.

Из всех папоротникообразных папоротниковидные являются наиболее процветающей группой. Несмотря на то что многие виды ранее вымерли, в настоящее время класс насчитывает не менее 10 000 видов, заселяющих самые разнообразные экологические ниши. Из-за

потребности в воде для оплодотворения папоротниковидные, в основном, заселяют затененные влажные места, где могут быть весьма многочисленными. Однако на Земле живут и другие формы папоротников. В частности, *актиниоптерис южный* является выраженным ксерофитом и заселяет засушливые области Африканского и Азиатского континентов. Среди папоротников есть и водные формы (здесь следует иметь в виду, что водный образ жизни для этих растений представляет собой явление вторичное), например *сальвиния* и др. (рис. 218).

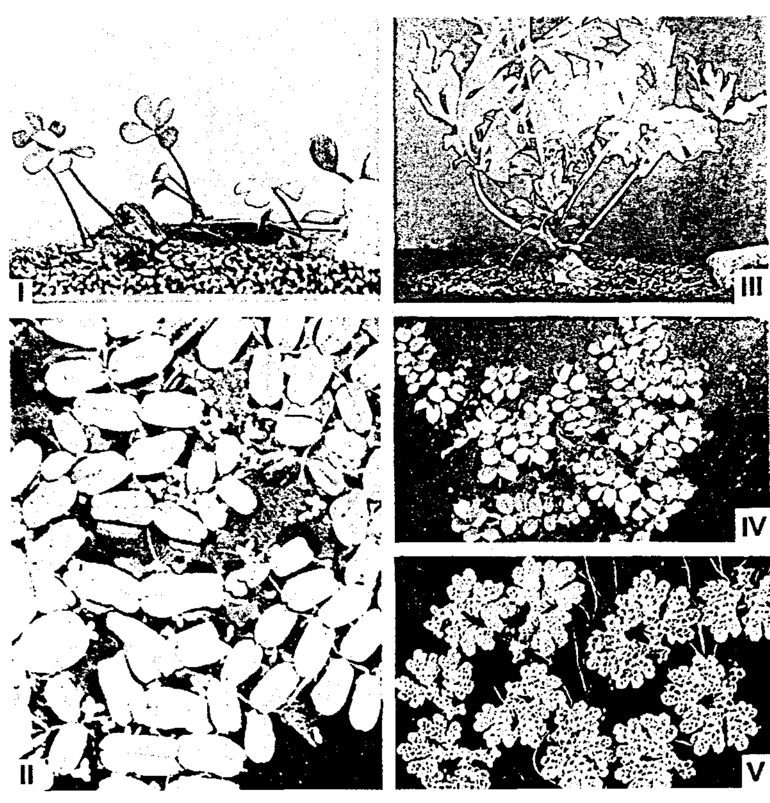


Рис. 218. *Водные папоротники:*
I – марсилея четырехлистная (Marsilea quadrifolia) в аквариуме; II – сальвиния продолговатолистная (Salvinia oblongifolia); III – цератоптерис василистниковидный (Ceratopteris thalictroides) в аквариуме; IV – сальвиния ушковидная (Salvinia auriculata); V – азолла каролинская (Azolla caroliniana) (по «Жизнь растений», т. 4)

Интересную группу составляют эпифитные формы, которые живут на стволах деревьев, используя их в качестве подставки и опоры (рис. 219). Кроме того, среди папоротников есть немало лиан. В тропических лесах произрастают немногочисленные ныне (но очень широко распространенные в предыдущие геологические эпохи) древовидные папоротники.

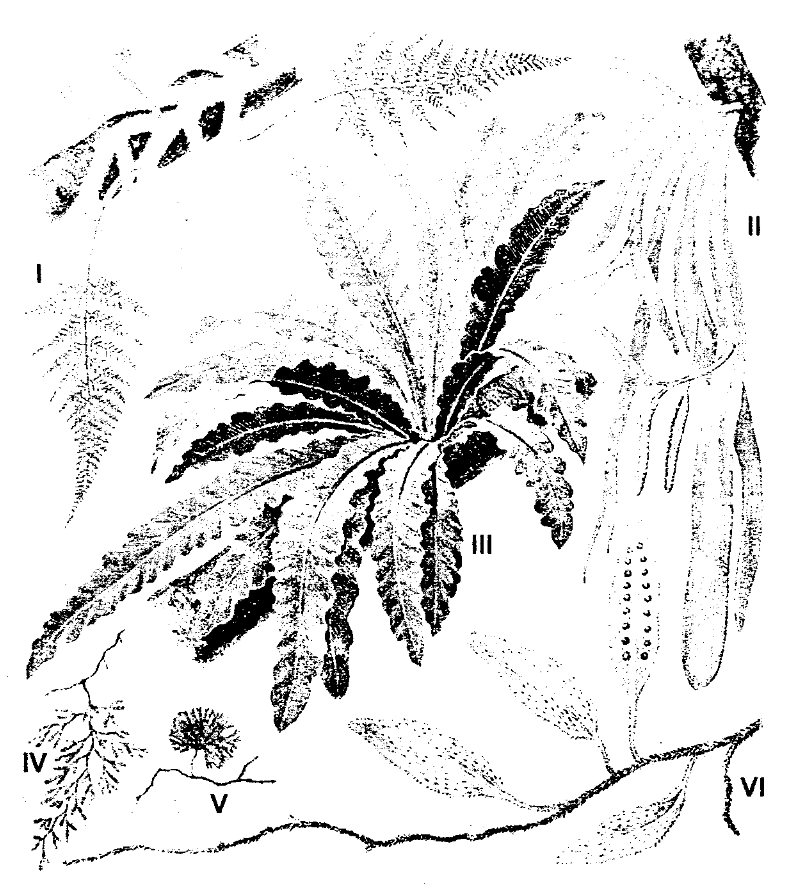


Рис. 219. *Папоротники-эпифиты:*
I – даваллия крыночковидная (Davallia pyxidata); II – ужовник повислый (Ophioglossum pendulum); III – асплениум гнездовый, или птичье гнездо (Asplenium nidus); IV – гименофилл Райта (Hymenophyllum wrightii); V – трихоманес маленький (Trichomanes minutum); 6 – леммафиллум мелколистный (Lemmaphyllum microphyllum) (по «Жизнь растений», т. 4)

Класс плауновидные (Lycopsida)

Тело плауновидных расчленено на побег и корень (рис. 220). Зародышевый корешок рано отмирает, и поэтому корневая система этих растений сформирована корнями, отходящими от подземной части побега – корневища (напомним, что такие корни называют придаточными). Надземная часть побега современных плауновидных остается травянистой, хотя среди предковых форм имелось и немало древовидных. Верхушечный рост обеих частей побега осуществляется благодаря наличию апикальных меристем, которые, раздваиваясь, обеспечивают ветвление. Оно у плауновидных носит дихотомический характер и может быть равным и неравным. Осевые цилиндры могут быть различных типов, и в процессе индивидуального развития происходит

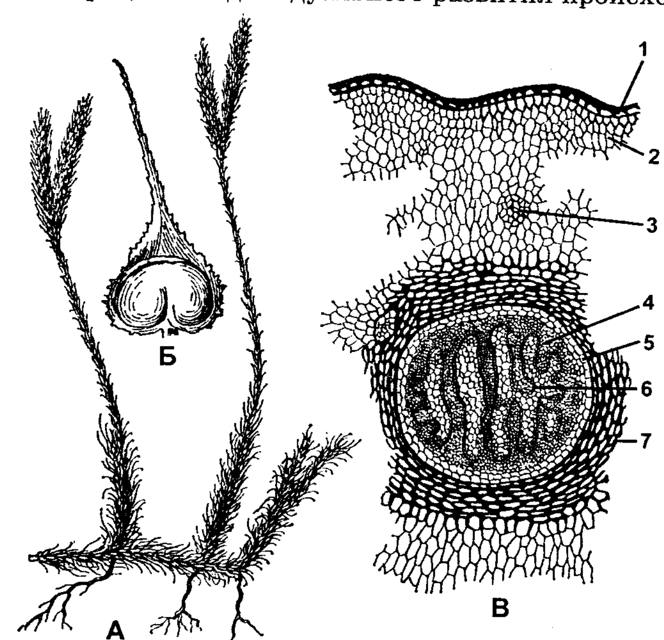


Рис. 220. *Плаун булавовидный (Lycopodium clavatum):*
А – общий вид; Б – спорофилл; В – поперечный разрез стебля; 1 – эпидермис; 2 – кора; 3 – листовой след; 4 – флоэма; 5 – эндодерма; 6 – ксилема; 7 – механическое кольцо (по Н. А. Комарницкому и соавт.)

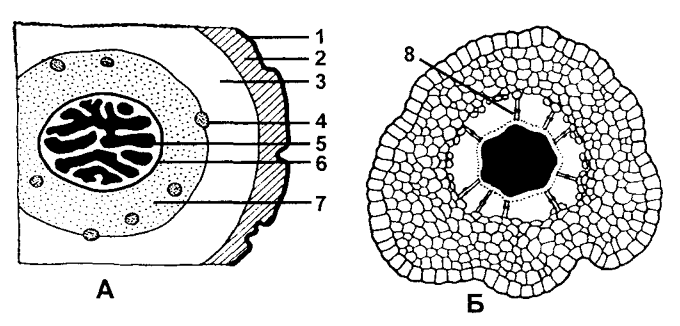


Рис. 221. *Поперечные срезы стеблей плауновидных:*
А – срез стебля плауна булавовидного (Lycopodium clavatum): 1 – эпидерма; 2 – внешняя кора; 3 – срединная кора; 4 – листовой след; 5 – проводящие элементы ксилемы; 6 – эндодерма; 7 – внутренняя кора; Б – срез стебля селагинеллы селаговидной (Selaginella selaginoides); 8 – трабекула (по В. Р. Филину)

смена одного другим. При этом листовые прорывы в осевом цилиндре отсутствуют (рис. 221).

Листья на стебле обычно располагаются по спирали, в отдельных случаях наблюдается супротивное, или мутовчатое, листорасположение. Для плауновидных характерна *микрофилия*, т.е. листья имеют небольшие

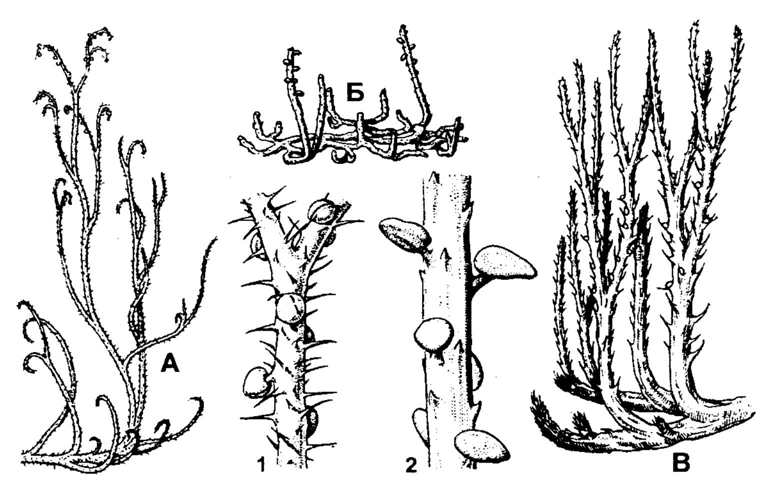


Рис. 222. *Ископаемые плауновидные:*
А – содония украшенная (Sawdonia ornata): 1 – участок побега с шипами и спорангиями; Б – каулангиофитон иглистый (Kaulangiophyton akantha): 2 – участок побега с шипами и спорангиями; В – дрепанофикус колючковидный (Drepanophycus spiniformis) (по Н. С. Снигиревской)

размеры с единственной центральной жилкой (см. рис. 126). У некоторых представителей у основания листа имеется вырост в виде пластинки – *язычок*, или *лигула*. По своему происхождению листья плауновидных отличаются от листьев всех других высших растений, поскольку представляют собой выросты стебля (*энации*, поэтому такие листья еще называются *энационными*). Листья могут быть вегетативными – *трофофиллы* или спороносными – *спорофиллы* (см. рис. 220-Б). Морфологические отличия между обоими типами листьев могут быть существенными или (что встречается реже) отсутствовать вовсе. У примитивных ископаемых плауновидных вегетативные и спороносные листья располагались на стебле без особого порядка (рис. 222), однако у современных форм спорофиллы образуют скопления в виде *спороносных зон* (если такие листья собраны в средней части стебля) или *стробил* (если спорофиллы собраны на концевых участках веточек).

Среди плауновидных имеются как равноспоровые, так и разноспоровые формы. *Равноспоровыми* являются *плауновые*. Одиночные спорангии у них обычно развиваются в пазухах спорофиллов (рис. 223), которые часто бывают собраны в стробилы (рис. 224, см. рис. 220). Развитие спорангия и созревание в нем спор продолжается достаточно долго и занимает от нескольких месяцев до нескольких лет. Процесс инициируется группой поверхностных клеток спорофилла. Зрелый спорангий

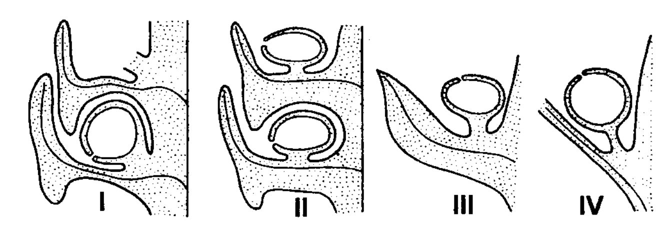


Рис. 223. *Схема расположения спорангиев на стебле и щели вскрывания в стенке спорангия у плаунов:*
I – плаун заливаемый (Lycopodium inundatum); II – плаун поникший (Lycopodium cernuum); III – плаун оттопыренный (Lycopodium squarrosum); IV – плаун светловатый (Lycopodium lucidulum) (по В. Р. Филину)

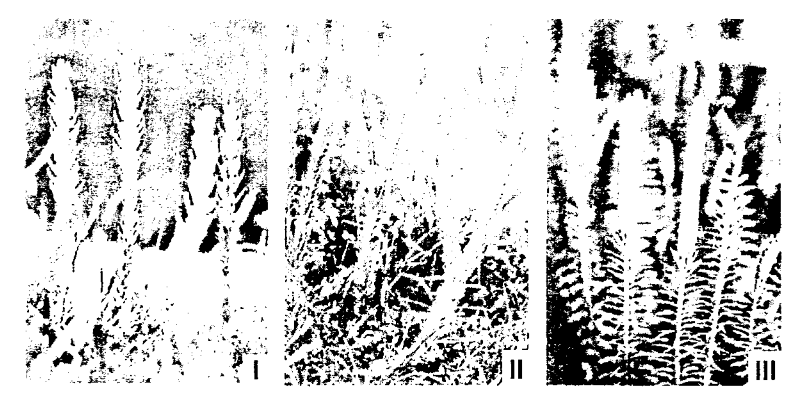


Рис. 224. *Плауновидные:*
I – селагинелла селаговидная (Selaginella selaginoides); II – плаун баранец (Lycopodium selago); III – плаун годичный (Lycopodium annotinum);
(по «Жизнь растений», т. 4)

имеет округлую или почковидную форму и посредством короткой ножки связан со спорофиллом. Внутри спорангия находится большое количество материнских клеток спор. В результате деления каждой из них посредством мейоза образуются четыре мелкие споры, ничем между собой не различающихся. Отдельная спора заключена в две оболочки: внутреннюю – *интину* и наружную – *экзину*, которая у разных представителей имеет различный рельеф поверхности (рис. 225). В сухую погоду зрелый спорангий раскрывается поперечно ориентированной щелью, которая закрывается при увеличении влажности атмосферного воздуха.

Спорангии *разноспоровых* плауновидных (к ним относятся селагинелловые и полушниковые) не одинаковые (рис. 226). Различают более крупные – *мегаспорангии*, которые развиваются на мегаспорофиллах, и относительно небольшие – *микроспорангии*, развивающиеся на микроспорофиллах. Обычно оба эти типа спорофиллов развиваются на одном и том же растении, будучи при этом собранными в стробилы. Как правило, в верхней части стробилы находятся микроспорофиллы, а в нижней – мегаспорофиллы. Значительно реже спорофиллы распределяются беспорядочно.

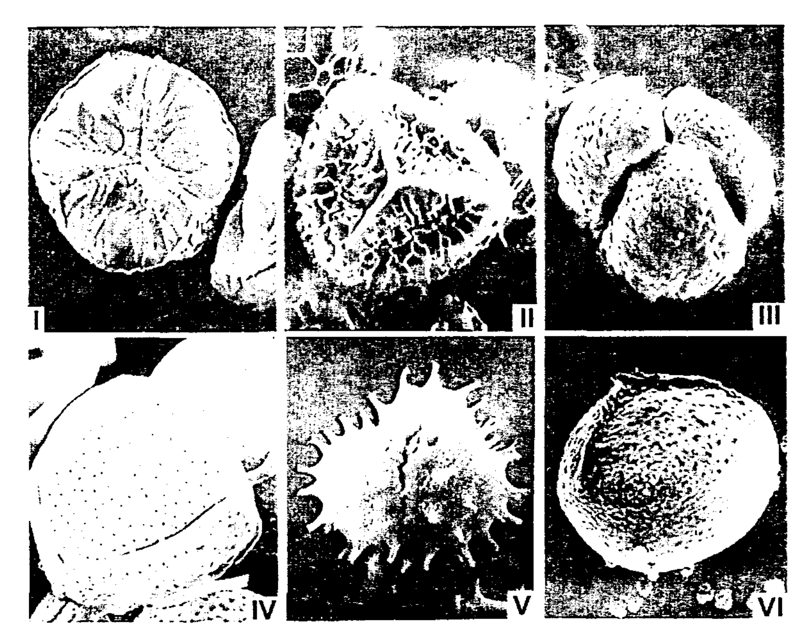


Рис. 225. *Споры плаунов и плауновидных под сканирующим электронным микроскопом:*
I – споры плауна заливаемого (Lycopodium inundatum) (увел. около 1200); II – спора плауна булавовидного (Lycopodium clavatum) (увел. около 2000); III – тетраэдрическая тетрада спор плауна баранца (Lycopodium selago) (увел. около 1200); IV – тетраэдрическая тетрада спор плауна флегмарии (Lycopodium phlegmaria) (увел. около 2000); V – мегаспора и тетрады микроспор селагинеллы селаговидной (Selaginella selaginoides) (увел. около 160); VI – тетрада микроспор селагинеллы селаговидной (увел. около 1200) (по «Жизнь растений», т. 4)

Окруженные различного рода выростами листа спорангии располагаются в его пазухе, где посредством мейоза из материнских клеток образуются споры. Размеры спор изначально неодинаковые и у различных видов колеблются от 20 мкм до 100 мкм у микроспор и от 100 мкм до 1500 мкм у мегаспор. Количество образовавшихся спор может быть различным и широко варьирует у разных форм. Микроспор всегда больше, и в спорангии их может насчитываться до миллиона. Количество мегаспор гораздо меньше и исчисляется десятками или сотнями (у некоторых полушниковых в мегаспорангии могут находиться свыше двух тысяч мегаспор), у некоторых

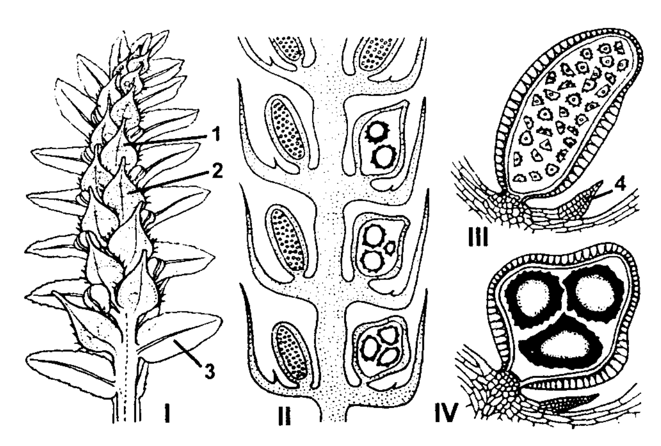


Рис. 226. *Строение стробила и спорангиев у селагинеллы: I – стробил селагинеллы золотистостебельной (Selaginella chrysocaulos), вид с нижней стороны: 1 – микроспорофилл, 2 – мегаспорофилл, 3 – боковой лист; II – схема продольного разреза стробила селагинеллы Крауса (Selaginella kraussiana); III – микроспорангий селагинеллы Крауса: 4 – язычок; IV – мегаспорангий селагинеллы Крауса (по В. Р. Филину)*

видов в мегаспорангии развивается всего лишь одна мегаспора. Разнообразный рельеф поверхностной оболочки споры служит видовой характеристикой (см. рис. 225).

Выход спор из спорангия осуществляется несколькими способами. В частности, створки спорангия могут традиционно раскрываться, и споры выбрасываются в воздух, увлекаясь при этом ветром, который переносит их на определенное расстояние от материнского растения. У полушников все происходит еще проще – после сезонного отмирания листьев стенка спорангия разлагается и споры оказываются в почве, где распространяются потоками воды или беспозвоночными животными – обитателями почвы (реже более крупными позвоночными). Наконец, у некоторых видов выходят только микроспоры, а мегаспоры вообще не покидают мегаспорангия (подробнее об этом будет рассказано ниже при описании развития гаметофита разноспоровых плауновидных). У многих разноспоровых из спорангиев выходят не споры, а женские и мужские гаметофиты.

Дальнейшее развитие споры у равно- и разноспоровых плауновидных происходит неодинаково. У *равноспоровых* возможны два варианта прорастания спор. При первом из них (более быстром) спора прорастает уже через несколько дней после очень непродолжительного периода покоя. Молодой гаметофит имеет фотосинтезирующую надземную часть и лишенную хлорофилла подземную, которая вступает в симбиоз с почвенными грибами. Причем, если поблизости отсутствуют гифы гриба, развитие гаметофита прекращается, и он погибает.

У других равноспоровых плауновидных спора находится в состоянии покоя значительно дольше и прорастает через несколько лет. При этом споры постепенно погружаются в субстрат (с током воды, с помощью членистоногих и червей и т. п.) и со временем оказываются на глубине в несколько сантиметров. Из-за отсутствия под землей света гаметофит не может фотосинтезировать и вынужден жить сапрофитно, как и в предыдущем случае, на самых ранних этапах развития, вступая в симбиоз с почвенными грибами, без которых жизнь гаметофита невозможна.

Гаметофит растет очень медленно. Вначале он представляет собой малоупорядоченный комок клеток, но со временем наблюдается организованный рост за счет выделившейся верхушечной меристемы. Появляются ризоиды, в клетки которых проникают гифы гриба. Постепенно гаметофит достигает нескольких миллиметров в поперечнике и приобретает форму, характерную для данного вида (рис. 227). Этот процесс занимает до 15 лет. На верхней стороне гаметофита развиваются половые органы, причем как мужские, так и женские, поскольку заростки равноспоровых плауновидных однодомные. Антеридии и архегонии довольно многочисленны и почти полностью погружены в ткань гаметофита (рис. 228) (над поверхностью возвышаются только шейки архегониев).

Оплодотворение, как и у всех папоротникообразных, возможно лишь в присутствии капельно-жидкой воды. Антеридии развиваются несколько раньше архегониев, и из них выходят многочисленные сперматозоиды, подвижность которых определяется наличием на переднем

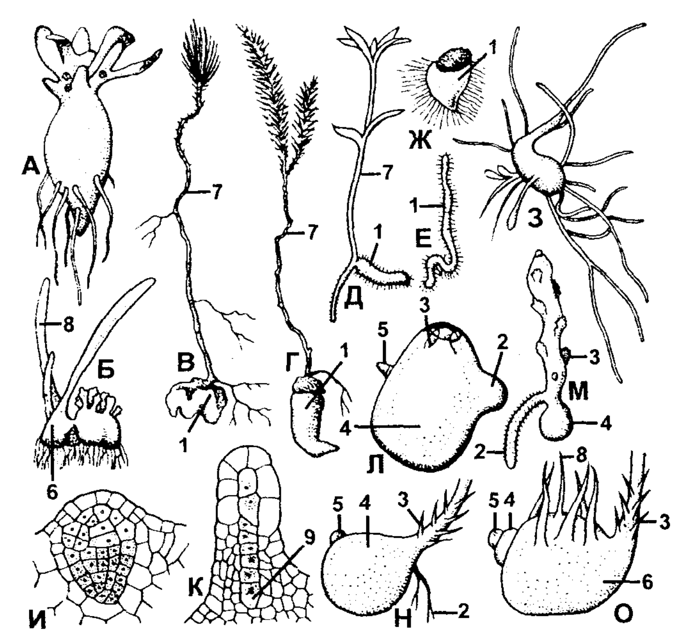


Рис. 227. *Заростки (гаметофиты), гаметангии, зародыши и проростки плаунов:*

А – заросток плауна заливаемого (Lycopodium inundatum); Б – заросток плауна поникшего (Lycopodium cernuum) с двумя зародышами; В – заросток и проросток плауна булавовидного (Lycopodium clavatum); Г – заросток и проросток плауна сплюснутого (Lycopodium complanatum); Д – Ж – заростки и проросток плауна баранца (Lycopodium selago); З – заросток плауна флегмарии (Lycopodium phlegmaria); И – антеридий плауна булавовидного; К – архегоний плауна булавовидного; Л – зародыш плауна булавовидного; М – проросток плауна булавовидного; Н – схема строения зародыша плаунов, обладающих подземными заростками; О – схема строения зародыша плаунов, обладающих наземными заростками; 1 – заросток; 2 – корень; 3 – лист; 4 – ножка; 5 – подвесок; 6 – протокорм; 7 – проросток; 8 – протофилл; 9 – яйцеклетка (по В. Р. Филину)

конце клетки двух жгутиков (редко жгутиков бывает три). Активно перемещаясь в воде по направлению к архегонию, гаплоидные сперматозоиды достигают последнего, через шейку проникают в брюшко архегония, где один из них сливается с гаплоидной яйцеклеткой. *В результате образуется диплоидная зигота.*

Без выраженного периода покоя зигота приступает к делению, причем *оно совершается перпендикулярно вертикальной оси.* После этого верхняя клетка уже не

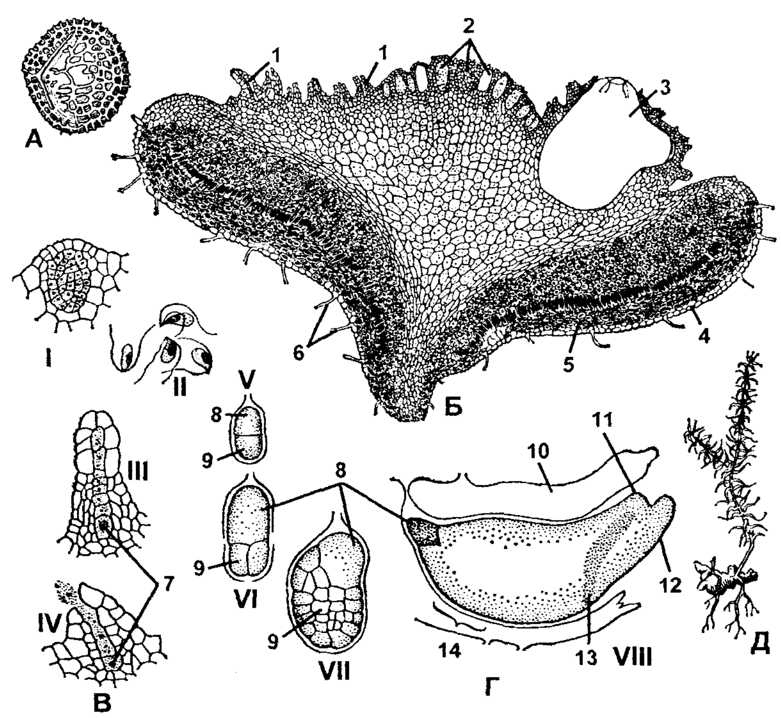


Рис. 228. *Развитие плауна:*

А – спора; Б – подземный заросток: 1 – архегоний; 2 – антеридий; 3 – зародыш; 4 – эпидермис; 5 – гифы гриба; 6 – ризоиды; В – антеридий и архегоний: I – антеридий; II – сперматозоиды; III – молодой архегоний; IV – вскрывшийся архегоний; 7 – яйцеклетка в брюшке архегония; Г – строение и развитие зародыша: V – оплодотворенная яйцеклетка (зигота) поделилась поперечной перегородкой, образовав две клетки – 8 и 9; VI – клетка 8 больше не делится и образует подвесок, клетка 9 делится продольной перегородкой; VII – дальнейшее деление клеток зародыша; VIII – зародыш с дифференцированными органами; 8 – подвесок; 9 – зародыш; 10 – заросток (гаметофит); 11 – точка роста (апикальная меристема); 12 – примордий (зачаток) первого листа; 13 – корень; 14 – ножка (по Н. А. Комарницкому и соавт., с изменениями и дополнениями)

делится и трансформируется в подвесок или ножку. Подвесок проникает в ткань гаметофита (т. е. является присоской – гаусторией, *лат.* haustor – черпающий, пьющий, глотающий) и обеспечивает снабжение нужными веществами зародыш, который в свою очередь развивается из нижней клетки в результате ее многократных делений. У зародыша последовательно образуется *стебелек, первый лист* (не имеющий проводящего

пучка), а в основании листа – *корень*, который является придаточным, так как образуется не на корне, а на листе.

Наземная часть молодого спорофита зеленеет, и постепенно в ней накапливается значительное количество фотосинтезирующей ткани, достаточное для самостоятельного существования. У форм с наземным гаметофитом эти события происходят в течение одного сезона, а у форм, имеющих полностью сапрофитный подземный гаметофит, процесс может растянуться на несколько лет, поскольку у них побег молодого спорофита преодолевает до поверхности почвы более или менее значительные расстояния. Все это время проросток растет очень медленно, а необходимые для жизни вещества он получает из гаметофита (который при этом также продолжает свой рост) через подвесок.

Прорастание мега- и микроспор происходит несколько иначе. При этом следует отметить, что среди всех папоротникообразных гаметофит разноспоровых плауновидных наиболее значительно упрощен. В особенности это относится к мужскому гаметофиту, который вообще не покидает споры. Так, у *селягинелловых* деление ядра микроспоры дает начало двум клеткам: небольшой – *проталлиальной* (вегетативной, или ризоидальной) и более крупной – *антеридиальной*, из которой развивается единственный антеридий, к тому же сильно редуцированный. В типичном случае он состоит из однослойной стенки, состоящей из восьми стерильных клеток, которая отграничивает и в определенной мере защищает две или четыре сперматогенные клетки. К этому моменту приурочен выход микроспор из микроспорангия, что осуществляется посредством быстрого образования продольной щели на стенке спорангия, из которой микроспоры энергично выбрасываются наружу на расстояние в несколько сантиметров. В итоге они попадают на землю, где и будут разворачиваться последующие события развития мужского гаметофита. Вначале из немногочисленных сперматогенных клеток путем митотических делений образуются 256 материнских клеток сперматозоидов – сперматидиев. Такой

антеридий является зрелым, а все его стерильные клетки ослизняются. В образовавшейся слизи плавают подвижные сперматидии до тех пор, пока оболочка споры не лопается и сперматидии не выйдут наружу. Там из них выходит по одному сперматозоиду, снабженному двумя жгутиками, с помощью которых сперматозоиды в капельно-жидкой воде подплывают к архегонию, проникают через шейку в его брюшко и один из них сливается с находящейся там яйцеклеткой.

У *полушниковых* мужской гаметофит редуцирован в еще большей степени, чем у селягинелловых. Он попрежнему состоит из одной проталлиальной клетки и антеридия. Однако стенка антеридия образована не восемью, а всего лишь четырьмя клетками, которые защищают четыре сперматидия. Из них впоследствии выходят четыре сперматозоида, причем их подвижность обеспечивается не двумя жгутиками (как у селягинелл), а многими.

Развитие *женского гаметофита* происходит внутри мегаспоры. Этому способствует наличие в ней значительных запасов питательных веществ, за счет которых гаметофит растет и развивается. Чаще всего мегаспоры покидают мегаспорангий, но у многих видов развитие гаметофита возможно при нахождении мегаспоры в пределах спорангия (при этом стробилы с мегаспорангиями обычно сами опадают со спорофита на землю, однако у ряда видов развитие гаметофита и даже последующее оплодотворение яйцеклетки в архегонии осуществляется внутри мегаспорангия, находящегося на функционирующем материнском растении). Развитие женского гаметофита разноспоровых плауновидных начинается с многократных митотических делений сначала ядра самой споры, а затем образовавшихся в результате этого дочерних ядер. При этом образуется многоядерная масса, которая лишь впоследствии разделяется межклеточными перегородками, давая начало многоклеточному женскому заростку. Клетки, расположенные в верхней части заростка, делятся более энергично, в результате чего оболочка мегаспоры в этом месте лопается и через образовавшуюся щель женский гаметофит частично вываливается из мегаспоры

наружу. Будучи освещенными, клетки заростка зеленеют, и поэтому гаметофит способен самостоятельно снабжать себя органическими соединениями. На незеленой части заростка образуются ризоиды и немногочисленные архегонии с короткими шейками (1–3 канальцевые клетки), погруженными в ткань гаметофита.

Развитие зародыша из зиготы у разноспоровых плауновидных широко варьируется. Сам зародыш, будучи полностью сформированным, состоит из стебелька с верхушечной точкой роста, двух листочков, корешка и ножки, с помощью которой зародыш получает из гаметофита необходимые ему вещества.

Зависимость молодого спорофита от питающего его заростка может быть довольно длительной, но в конечном счете корешок и листочек прорывают ткань гаметофита, выходят наружу и, достигнув достаточного уровня развития, самостоятельно снабжают спорофит водой с минеральными веществами и продуктами фотосинтеза. После этого заросток постепенно отмирает. Схема развития разноспоровых плаунов представлена на рис. 229.

Современных плауновидных насчитывается значительно меньше, чем папоротниковидных, но в предыдущие геологические эпохи (особенно в каменноугольном периоде палеозойской эры) они были весьма широко представлены в фитоценозах (растительных сообществах) того времени, образуя заросли и даже леса. В начале мезозойской эры подавляющее большинство плауновидных (и практически все крупные формы) вымерли, не выдержав конкуренции с более прогрессивно организованными голосеменными растениями. Среди ископаемых плауновидных было немало форм, способных к вторичному утолщению (рис. 230). Ныне живущие формы такой способностью не обладают, поэтому в течение всей жизни растения стебель остается травянистым и не одревесневает. Сам побег чаще всего бывает ползучим или стелющимся, у многих видов он вьющийся (лианы), лишь немногие виды имеют относительно прямостоячий побег.

Размеры современных плауновидных обычно небольшие, они варьируют у представителей различных видов

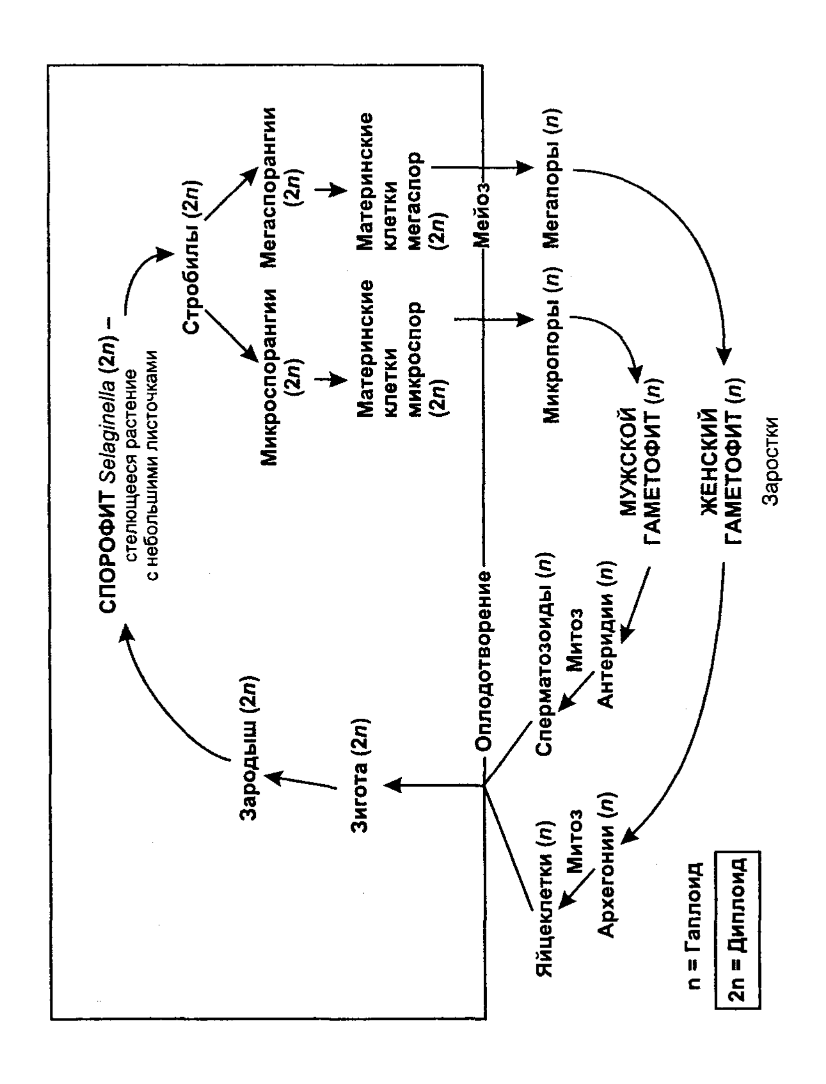


Рис. 229. *Схема жизненного цикла Selaginella*

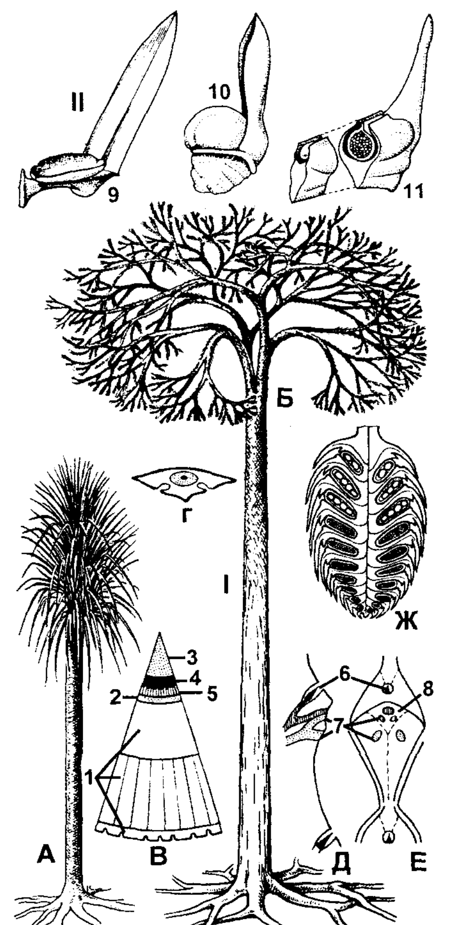


Рис. 230.
Лепидодендровые:
I – лепидодендрон (Lepidodendron): А – молодое растение; Б – взрослое растение; В – схема поперечного среза ствола; Г – схема поперечного среза листа; Д – листовая подушка на продольном разрезе ствола; Е – листовая подушка в плане; Ж – стробил; 1 – кора; 2 – луб; 3 – сердцевина; 4 – первичная древесина; 5 – вторичная древесина; 6 – язычок; 7 – парихны; 8 – листовой рубец; II – спорофиллы лепидодендровых: 9 – спорофилл с тонкостенным вскрывшимся спорангием, внутри которого находилось несколько спор; 10 – мегаспорофилл с толстостенным спорангием, содержащим мегаспору; 11 – мегаспорофилл с толстостенным спорангием, прикрытым крыльями пластинки спорофилла, внутри спорангия находится женский гаметофит (по Н. С. Снигиревской)

от нескольких сантиметров до нескольких десятков сантиметров. Однако некоторые тропические виды имеют прямостоячий побег, достигающий двухметровой высоты, а длина побега лиан может достигать 20 м.

Подавляющее большинство плауновидных обитает во влажных местах. Такая экологическая привязанность объясняется потребностью в капельно-жидкой воде при оплодотворении. При этом плауновидные обычно довольствуются очень незначительной освещенностью, занимая самый нижний ярус в лесу. Большинство

селягинелловых произрастают во влажных тропических лесах. *Полушниковые* ведут водный или полуводный образ жизни, при этом в высокогорных озерах они нередко доминируют над другими водными растениями, поскольку способны довольствоваться настолько малыми концентрациями углекислого газа и растворенных в воде минеральных веществ, что другие растения в подобных условиях просто не выживают. *Плауны* в основном также предпочитают хорошо увлаженные места, но в то же время успешно живут в разнообразных климатических условиях – от влажных тропиков до умеренных широт и даже в тундре или высоко в горах. Весьма оригинальными являются *эпифитные* формы, использующие в качестве опоры стволы деревьев. Кроме того, среди плауновидных имеются *ксерофитные* формы, способные выдерживать значительный дефицит влаги и произрастать на сильно освещенных местах.

Значение плауновидных в природе относительно невелико. Очень немногие из них поедаются травоядными животными, а содержащие сильнодействующее вещество, способное эффективно останавливать перенос нервного импульса через синапс (наподобие яда кураре), плауны вообще остаются без внимания, и лишь некоторые беспозвоночные изредка поедают их без вреда для себя.

Также скромно плауновидные используются в хозяйственной деятельности человека. В частности, заготавливаемые в значительных количествах споры плаунов применяются в медицине в качестве присыпки, ими пересыпают пилюли. Высокое содержание в спорах жира служит причиной использования их в изготовлении фейерверков и в металлургии. В медицине также нашли применение некоторые высокоактивные соединения, содержащиеся в плаунах. Некоторые виды полушников украшают аквариумы, а многие тропические селягинеллы, обладающие красивой окраской, охотно выращивают любители оранжерейных растений. В настоящее время на Земле насчитывается около 400 видов плауновых, 700 видов селягинелловых и 64 вида полушниковых.

Класс клинолистовидные, или членистые (Sphenopsida)

Среди папоротникообразных членистые в настоящее время являются самым малочисленным классом. В него входит только один порядок – *хвощовые* с единственным семейством (*хвощовые*), к которому относится опять-таки единственный род – *хвощ*, насчитывающий 32 вида. Остальные виды вымерли в начале мезозойской эры и сохранились лишь в виде ископаемых остатков в залежах каменного угля.

Представители этого класса имеют выраженное расчленение побега на узлы и междоузлия (рис. 231). От узла наземного побега отходит мутовка веточек, которые часто несправедливо принимают за листья. Сами листья хвощовых в значительной мере редуцируются. Они, как правило, лишены хлорофилла и, срастаясь между собой, образуют влагалища, которые охватывают основания междоузлия. На верхнем крае влагалища сращение листовых пластинок нарушается и отдельные листья заметны в виде зубчиков (но иногда листья срастаются и там). У разных видов хвощей листья, образованные ими влагалища и зубчики неодинаковы по своей длине, форме и окраске, что весьма важно при определении видовой принадлежности.

Поскольку листья хвощей практически не фотосинтезируют, эту функцию берет на себя стебель (разумеется, его освещенная надземная часть). Хлоренхима в нем находится в периферической части первичной коры (рис. 232). Там она более или менее последовательно перемежается с тяжами живых вытянутых клеток, оболочки которых содержат много кремнезема и поэтому обладают высокими механическими свойствами. При этом механические элементы соответствуют ребрам стебля, а хлоренхима располагается вдоль межреберных ложбинок. Поскольку тяжи проецируются вдоль ребер стебля, они получили название *каринальных* (*лат.* carina – киль, в данном случае гребень, ребро). Относительно ложбинок стебля во внутренней части первичной коры

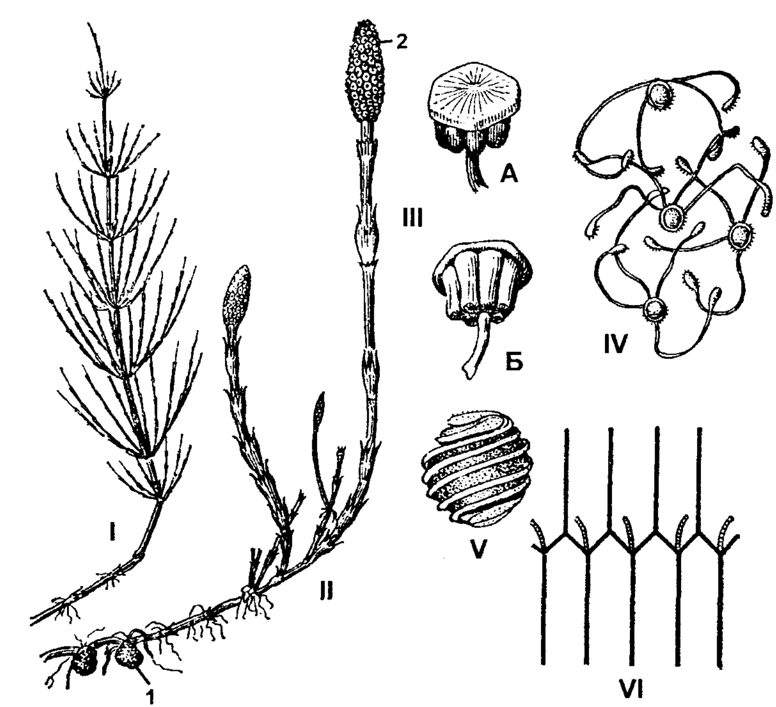


Рис. 231. *Хвощ полевой (Equisetum arvense):*
I – летний бесплодный побег; II – весенний спороносный побег (1 – клубеньки, 2 – колоски с мутовками спорофиллов); III – спорофилл (спорангиофор) со спорангиями: А – вид сбоку; Б – вид снизу; IV – споры с развернутыми элатерами; V – спора с завернутыми алатерами; VI – схема прохождения пучков в стебле хвоща (по Н. А. Комарницкому и соавт.)

находятся *валекулярные полости*, которые у молодого стебля заполнены водой, а у зрелого воздухом (полагают, что он играет важную роль в газообмене).

Проводящая система хвощей оригинальна. Она образована закрытыми коллатеральными пучками (отсутствие в пучке камбия исключает вторичный рост), ориентированными вдоль ребер стебля и соответственно вдоль каринальных тяжей. Вода по пучку транспортируется несколькими путями. Во-первых, по *каринальным каналам*. Эти каналы возникают в результате растворения элементов протоксилемы. Иногда в каналах можно обнаружить отдельные кольчатые или спиральные трахеиды

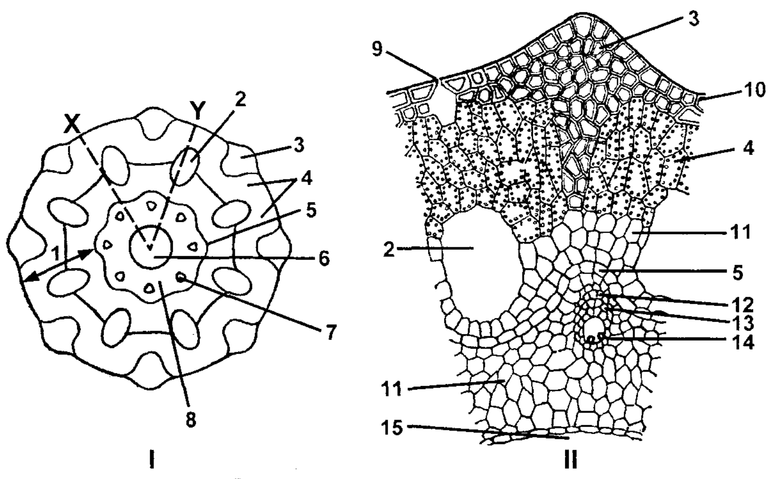


Рис. 232. *Хвощ полевой:*
I – схема поперечного разреза хвоща в области междоузлия; II – детальное строение стебля из участка X – Y схемы; 1 – кора; 2 – валекулярная полость; 3 – механическая ткань в ребрышках; 4 – ассимиляционная ткань в ложбинках; 5 – эндодерма; 6 – центральная полость стебля; 7 – проводящий пучок; 8 – центральный цилиндр; 9 – устьице; 10 – эпидермис; 11 – основная ткань; 12 – флоэма пучка; 13 – метаксилема; 14 – протоксилема; 15 – центральная полость (по Н. А. Комарницкому и соавт.)

протоксилемы, имеющие очень большую длину. Кнаружи от каринальных каналов находится флоэма, а по бокам от нее располагаются еще две группы латеральной метаксилемы, которую образуют лестничные трахеиды. По ним также движется водный раствор минеральных веществ.

В типичном случае осевой цилиндр снаружи окружен эндодермой. У некоторых видов эндодерма выстилает стель еще и изнутри или же каждый пучок в отдельности. Чрезвычайно интересно ведут себя проводящие пучки при переходе из одного междоузлия в другое. При этом незадолго до вышележащего узла пучок разделяется на три ветви. На уровне узла срединная ветвь отклоняется наружу и продолжается в лист, становясь его жилкой (листовой след), а боковые ветви сливаются с такими же боковыми ветвями соседних пучков и образуют пучок, который продолжается в вышележащее междоузлие.. Листовые прорывы в осевом цилиндре в результате отхождения листовых следов не образуются.

Внутри от осевого цилиндра у молодого стебля располагается сердцевина, но у зрелого органа она разрушается и замещается наполненной воздухом полостью.

Поверхность стебля хвоща неровная и покрыта продольно ориентированными гребнями, или ребрами, между которыми располагаются ложбинки. Количество гребней возрастает по мере увеличения диаметра стебля. Оболочки клеток эпидермы пропитаны кремнеземом, что придает им высокую механическую прочность (напомним, что кремнеземом также пропитаны клетки механической ткани, тяжи которой располагаются под ребрами, а под тяжами находятся проводящие пучки, также ориентированные вдоль ребер и повышающие механическую прочность стебля). В эпидерме междоузлий стебля имеется большое количество устьиц, располагающихся продольными тяжами вдоль ложбинок между ребрами. Ширина тяжей может варьировать от узких цепочек до более широких скоплений. Устьица состоят из двух замыкающих клеток, регулирующих размер устьичной щели и расположенных над ними двух побочных клеток, оболочки которых пропитаны кремнеземом и на внешней стороне имеют небольшие выступы, которые конгруэнтны впадинам в оболочке соседней побочной клетки. Выступы одной клетки входят во впадины другой, образуя «замок», способствующий надежному замыканию устьичной щели.

Верхушечный рост хвощей обеспечивается апикальной меристемой, расположенной на конце побега. Там выделяется клетка, имеющая трехгранную форму (см. рис. 115-А). Ее последовательные деления по граням откладывают молодые узлы и междоузлия, при этом несколько слоев клеток, расположенных над узлом, долгое время сохраняют свойства интеркалярных (вставочных) меристем. Они защищены влагалищем расположенного ниже узла и определенное время продолжают делиться, в результате чего происходит рост побега в длину. Однако постепенно клетки вставочных меристем перестают делиться и трансформируются в специализированные ткани.

Под защитой листовых влагалищ находятся и почки, которые не всегда четко приурочены к пазухе листа (поэтому многие специалисты до сих пор не считают почки хвощей пазушными). Многие из них остаются в состоянии покоя (спящие почки), а другие продолжают развиваться в боковой побег, который постепенно прорывает листовое влагалище. Поэтому отдельные растения хвощей значительно различаются по степени разветвления своих побегов.

Строение подземных побегов – корневищ – во многом сходно с наземными, однако имеется ряд различий (рис. 233). Сами побеги имеют значительно более ровную поверхность по сравнению с наземными (ребра на них почти не выражены). Поскольку они не освещены, отсутствует фотосинтезирующая хлоренхима. Кроме того, у подземных побегов нет устьиц. Зато в клетках основной паренхимы могут накапливаться значительные запасы крахмала, которые по мере необходимости используются для нужд растения. Большинство закладывающихся почек не развиваются в боковые побеги, зато на них в виде мутовок образуются придаточные корни. Способность формировать корни имеется и у почек наземных побегов, потому что и зачаточные побеги, и корни развиваются из общей массы клеток, возникших из одной материнской. При этом из клеток верхней части этой массы развивается боковой побег, а из нижней – корень. Соответственно у наземных побегов преимущественно развивается побег (хотя если его присыпать почвой, корни появятся), у подземных – корень. Любопытно, что часть корней у хвощей относительно толстая и длинная, демонстрирует обязательный для корней вообще положительный геотропизм. Другая часть, более многочисленная, имеет меньшую длину и толщину и на силу тяжести не реагирует.

Некоторые почки трансформируются в *клубеньки*, представляющие собой отдельные укороченные междоузлия. В клетках клубеньков в очень большом количестве откладывается крахмал.

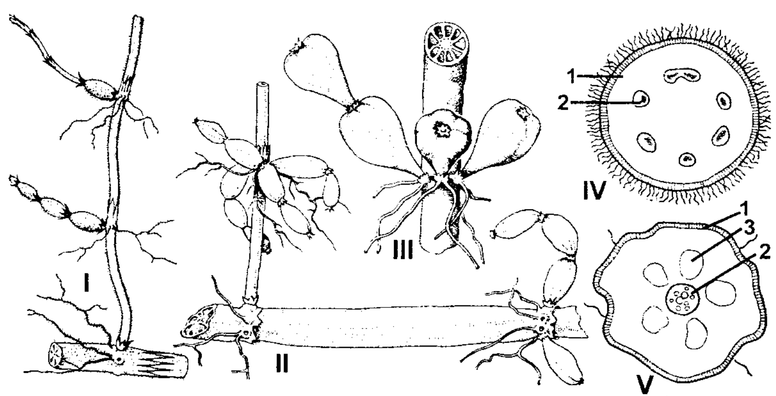


Рис. 233. *Подземные органы хвоща (Equisetum):*
I – участки горизонтального и вертикального корневища с клубнями у хвоща полевого (Equisetum arvense); II – то же у хвоща болотного (Equisetum palustre); III – участок корневища с клубнями у хвоща большого (Equisetum telmateia); IV – схема поперечного среза клубня хвоща полевого; V – схема поперечного среза положительно геотропичного корня хвоща полевого; 1 – покровная ткань; 2 – проводящий пучок; 3 – воздушная полость (по В. Р. Филину)

Все современные хвощовые являются равноспоровыми растениями (разноспоровость имела место лишь у некоторых вымерших форм). Спорангии развиваются на особых, присущих только хвощовым, структурах – *спорангиофорах*. Побеги, на которых они образуются, у большинства видов могут наряду со спорогенной функцией выполнять и фотосинтетическую. Такие побеги имеют очень высокую механическую прочность, они вечнозеленые и многолетние. У других видов (например, у *хвоща лесного*, *хвоща полевого* и др.) зеленые однолетние побеги бывают двух типов – чисто вегетативные и спорогенные. На последних вначале образуются стробилы, но после созревания спор и опадания стробилов эти побеги нельзя отличить от обычных вегетативных. И наконец, у третьих (например, у *хвоща полевого*) однолетние побеги изначально четко дифференцируются морфологически и функционально. При этом имеющие большую толщину спорогенные побеги лишены хлорофилла и имеют розовато-бурую окраску. Они не ветвятся, появляются рано весной вместе с вегетативными побегами или несколько раньше их и отмирают в тот же год обычно сразу же после спороношения.

Стробилы у хвощей образуются на верхушке главного побега или (реже) боковых ветвей. У большинства видов стробилы единичны, но у хвоща многощетинкового их численность может достигать ста. Основание стробила окружено видоизмененным листовым влагалищем – воротничком, а на его оси собраны мутовки многочисленных спорангиофоров (напомним, что так у хвощей называются спорофиллы). *Спорангиофоры* имеют ножку, которая заканчивается щитовидным диском, чаще всего имеющим форму шестигранника. На нижней части щитовидного диска развивается до полутора десятков спорангиев, расположенных вокруг ножки спорангиофора.

Спорангии образуются из группы эпидермальных клеток, среди которых выделяется одна самая крупная – *осевая клетка*. В результате последовательных делений образуется клеточная масса, из которой наружные клетки впоследствии образуют стенку спорангия (она в начале развития многослойная, а у зрелого спорангия состоит из одного слоя клеток), а внутренние становятся спорогенными. Из спорогенных клеток в результате митоза образуются *материнские клетки спор*. Затем каждая из них делится мейозом, давая начало четырем (тетраде) одинаковым спорам. Внутри споры находится крупное ядро, окруженное небольшим количеством цитоплазмы с многочисленными хлоропластами. Оболочка спор устроена довольно сложно. Кроме обычных двух оболочек – *интины* и *экзины* (*эндоспорий* и *экзоспорий*), имеется еще и третья, расположенная снаружи (*эписпорий*). Эта оболочка не образует сплошного слоя, а трансформируется в две ленты, по спирали закрученные вокруг споры, – пружинки, или элатеры (см. рис. 231). Как и положено элатерам, они гигроскопичны и, закручиваясь вокруг споры в сырую погоду, раскручиваются в сухую, способствуя тем самым рассеиванию спор.

Спорофиллы с созревающими спорангиями на оси стробила располагаются близко друг к другу, но по мере завершения процесса спорогенеза несколько отдаляются друг от друга (это осуществляется из-за деятельности интеркалярных меристем). Истонченная стенка зрелого спорангия разрывается продольной щелью (чему немало способствует давление, которое изнутри оказывают на стенку спорангия элатеры спор), и через нее выходят споры, но не по одной, а комочками, что также обеспечивается элатерами. Комочки спор подхватываются ветром и разносятся на значительные расстояния.

Подавляющее большинство спор погибает, оказавшись в неблагоприятных условиях. Поэтому, несмотря на то что они образуются в огромных количествах, лишь очень немногие продолжают развитие, попав на хорошо увлажненную почву, защищенную от прямого света. Прорастание споры начинается с деления ее ядра (рис. 234). Из образовавшихся при этом двух клеток одна трансформируется в *первичный ризоид*, а из другой *развивается фотосинтезирующая часть заростка с половыми органами*. Первоначально молодой гаметофит напоминает нитчатую водоросль, но со временем приобретает довольно сложно устроенную пластинчатую форму с многочисленными уплощенными зелеными выростами, направленными вверх. На нижней поверхности заростка формируются бесцветные нитевидные ризоиды, снабжающие растение водой и минеральными веществами. В зависимости от условий развития размеры заростков варьируются от миллиметра до нескольких сантиметров.

Несмотря на то что хвощовые являются равноспоровыми растениями, их гаметофиты далеко не всегда бывают однодомными. По причинам, которые пока не известны, на заростке в одних случаях могут образовываться или только антеридии, или только архегонии, а в других гаметофит однодомен. Мужские гаметофиты по размерам уступают женским, но половые органы на них появляются немного раньше. У обоеполых гаметофитов последовательно сменяют друг друга три стадии: женская (когда первыми появляются архегонии), обоеполая (при последующем возникновении антеридиев), мужская (когда после отмирания архегониев остаются одни антеридии). Вообще, при определенных условиях однополые гаметофиты способны изменять свой пол (причем женские заростки трансформируются значительно чаще мужских).

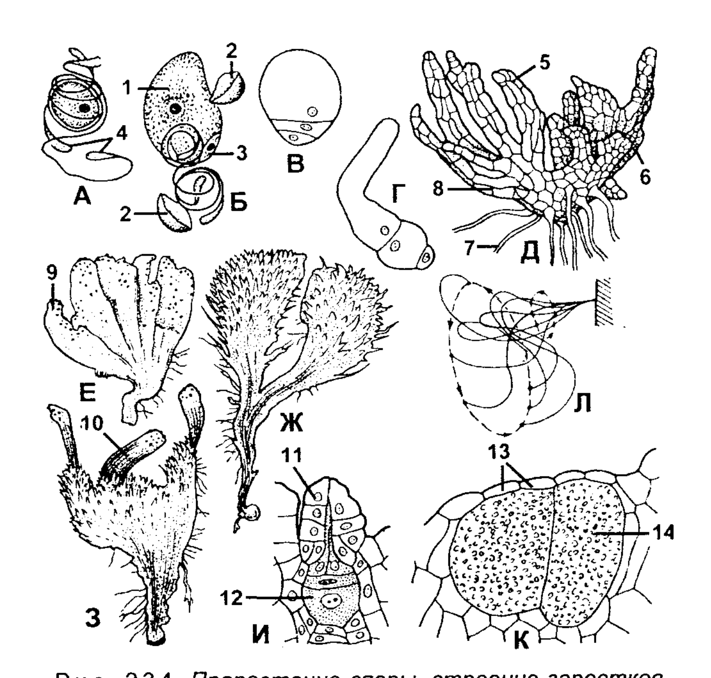


Рис. 234. *Прорастание споры, строение заростков (гаметофитов), гаметангиев и зародыша у хвоща (Equisetum):*
А – Г – прорастание споры (и первые стадии развития заростка у хвоща ветвистого (Equisetum ramosissimum): 1 – заростковая клетка; 2 – срединный слой; 3 – ризоидальная клетка, 4 – элатеры; Д – молодой заросток хвоща большого (Equisetum telmateia): 5 – пластинка; 6 – меристема подушки; 7 – ризоид; 8 – подушка; Е – мужской заросток хвоща ветвистого: 9 – антеридиальная ветвь; Ж – женский заросток хвоща ветвистого; З – обоеполый заросток хвоща ветвистого: 10 – антеридиальная ветвь; И – архегоний хвоща ветвистого: 11 – шейка архегония; 12 – яйцеклетка; К – антеридии хвоща ветвистого: 13 – клетки крышечки; 14 – сперматогенная ткань; Л – схема движения спиральной волны по жгутику сперматозоида хвоща (по В. Р. Филину)

В погруженных в ткань гаметофита антеридиях развивается несколько сотен крупных многожгутиковых сперматозоидов. Архегонии также погружены в гаметофит, но над поверхностью возвышаются их шейки. Оплодотворение у хвощей идет обычным для споровых растений способом в присутствии капельно-жидкой воды. *Зигота* дает начало зародышу, который состоит из *корешка, стебелька* и двух-трех *листочков*. От других папоротникообразных зародыш хвощей отличается тем, что не имеет подвеска и необходимые для развития

вещества он получает из гаметофита через основание первого листового влагалища. Вначале зародыш окружен тканью гаметофита, но по мере развития корешок пробивает ее и оказывается в почве, где начинает активно выполнять свои функции. Но зародышевый корешок живет недолго. Из первичного побега сначала образуется корневище (от узлов которых отходят придаточные корни), а затем надземные побеги.

Как и все папоротникообразные, хвощовые очень древние растения. Самые ранние ископаемые остатки предковых форм обнаружены в отложениях начала девонского периода палеозойской эры, но максимального развития и разнообразия форм хвощовые достигли в каменноугольном периоде той же эры. Тогда были широко распространены очень похожие на современные хвощи древовидные каламиты (рис. 235), достигавшие двадцатиметровой высоты, которые, наряду с другими крупными папоротникообразными, образовывали целые леса. После этого (в триасовом периоде мезозойской эры) настала эпоха более высоко организованных семенных растений, и споровые (хвощовые в их числе) в большинстве своем вымерли.

Современные хвощи не способны к вторичному утолщению стебля, поэтому древовидные формы в настоящее время отсутствуют. Наиболее крупные хвощи растут во влажных тропических лесах и способны достигать десятиметровой длины, однако такой стебель не способен поддерживать себя в пространстве и в качестве опоры использует более мощные растения. Подавляющее большинство видов имеет относительно скромные размеры – от нескольких сантиметров до метра в высоту. При этом следует отметить, что четко определенные размеры отнюдь не являются постоянной характеристикой вида, поскольку могут широко варьировать в зависимости от условий произрастания растения.

Несмотря на небольшое видовое разнообразие, хвощовые являются очень распространенными растениями во всех географических областях, за исключением Австралии и Новой Зеландии (хотя искусственным путем они в настоящее время занесены и туда). Эти

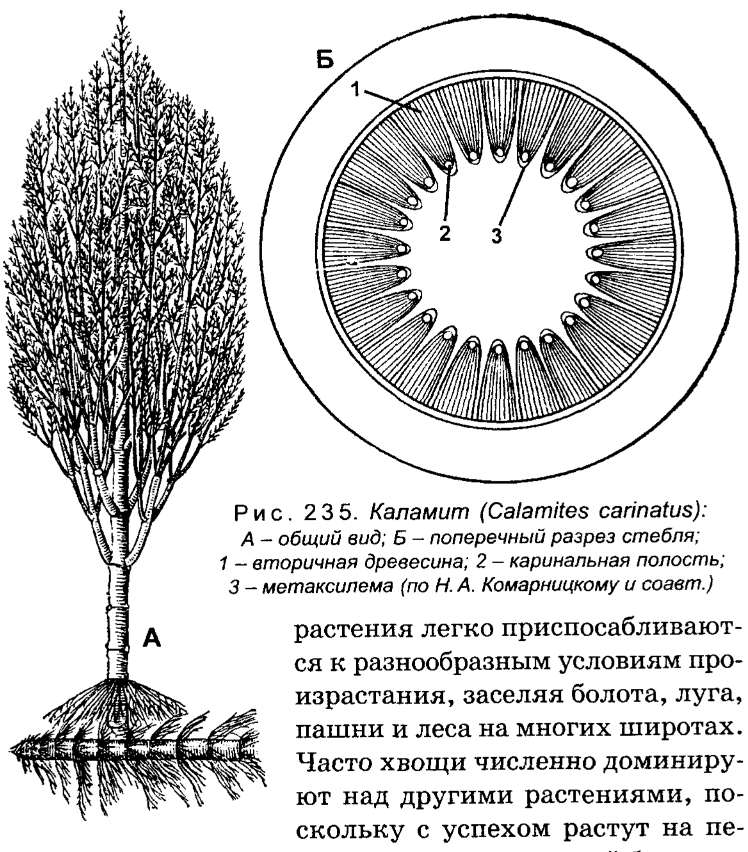


Рис. 235. *Каламит (Calamites carinatus): А – общий вид; Б – поперечный разрез стебля; 1 – вторичная древесина; 2 – каринальная полость; 3 – метаксилема (по Н. А. Комарницкому и соавт.)*

растения легко приспосабливаются к разнообразным условиям произрастания, заселяя болота, луга, пашни и леса на многих широтах. Часто хвощи численно доминируют над другими растениями, поскольку с успехом растут на переувлажненных почвах или в непосредственной близости грунтовых вод. Хорошо развитая система подземных побегов позволяет им выживать после пожаров.

Значение хвощей в природе и хозяйственной деятельности человека невелико. Травоядные животные в естественных условиях не поедают большинство из них, а попадание хвощей в корма для домашних животных (если поле, на котором заготовлялись сенопродукты, было сильно засорено хвощами) резко снижает их ценность, а в больших количествах может привести к гибели животных, поскольку они содержат токсичные вещества. Значительные трудности возникают при очищении полей от хвощей, где они являются сорняками

(хорошо развитые корневища при культивировании многократно разрубаются, что способствует не уничтожению хвощей, а напротив, их вегетативному размножению). Молодые спороносные побеги и клубеньки, содержащие большое количество крахмала, во многих странах население употребляет в пищу. Некоторые соединения, обладающие биологической активностью, употребляют при изготовлении лекарств. Жесткие стебли хвощей используют для полировки различных материалов, а также для чистки металлической посуды.

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Какое поколение преобладает в жизненном цикле папоротникообразных?
2. Почему папоротникообразные могут произрастать не только в сырых местах, но и на открытых участках?
3. Назовите вегетативные органы спорофита.
4. Какой тип корневой системы имеется у папоротникообразных?
5. Где у папоротникообразных развиваются споры?
6. При каких условиях происходит оплодотворение у папоротникообразных?
7. Какие особенности имеют вегетативные органы папоротниковидных? Что такое вайи?
8. Какие функции выполняют листья папоротниковидных? Как на них располагаются спорангии?
9. Назовите равно- и разноспоровые папоротниковидные.
10. Как происходит развитие гаметофита у папоротниковидных?
11. Чем трофофиллы отличаются от спорофиллов?
12. Как развивается женский гаметофит из мегаспоры у разноспоровых плауновидных? Как развивается мужской гаметофит из микроспоры?
13. Чем отличаются вегетативные побеги хвоща от спороносных?
14. Как происходит развитие гаметофита у хвоща?

СЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ (SPERMATOPHYTA)

С появлением семенных растений на Земле происходит быстрое вымирание доминировавших ранее крупных папоротникообразных, которые не выдержали возникшей конкуренции. Какие же адаптационные механизмы позволили семенным растениям так быстро укрепиться в растительных сообществах и занять в них господствующее положение? Таких приспособлений несколько, но главным из них является размножение с образованием семян. В общем виде *семя можно охарактеризовать как маленькое растение, имеющее все главные вегетативные органы, снабженное запасом питательных веществ и надежно защищенное собственной оболочкой*. Семена производятся в гораздо меньших количествах, нежели споры, но при этом значительная их часть продолжает свое развитие, потому что, защищенные оболочкой, они способны переживать неблагоприятные условия, причем зачастую очень продолжительное время, а при наступлении необходимых перемен в очень короткие сроки прорастают и развиваются в самостоятельное растение. Тогда как громадное большинство слабозащищенных спор не попадает в благоприятные условия и, не имея возможности пережедать их в состоянии покоя, погибает. Однако на производство семян материнское растение затрачивает весьма значительные количества органического материала, что представляет собой существенный лимитирующий фактор, ограничивающий образование большого количества семян. Поэтому, если соотносить количество генеративного материала с массой родительского растения, семян производится меньше, чем спор. Таким образом, семенные растения, сократив количество производимых генеративных структур (семян), резко повысили их качество и жизнеспособность (по сравнению со спорами).

Семя развивается из *семязачатка* (*семяпочки*) после оплодотворения находящейся там яйцеклетки. **У семенных растений внутреннее оплодотворение.** Это также является важнейшей адаптацией, поскольку позволяет им обойтись без воды (как было указано ранее, у всех предыдущих описанных групп растений оплодотворение возможно только при наличии капельно-жидкой воды, в которой снабженные жгутиками сперматозоиды перемещаются в направлении архегония). В то же время при внутреннем оплодотворении отпадает потребность в подвижных мужских гаметах, так как они транспортируются к яйцеклетке с помощью пыльцевой трубки. И действительно, за исключением некоторых голосеменных, *мужские гаметы семенных растений лишены жгутиков (а потому и неподвижны).*

Семязачаток представляет собой функционирующий мегаспорангий – *нуцеллус* (*лат.* nucella – орешек), окруженный стерильными мегаспорангиями, которые, сливаясь, образуют защитный покров – *интегумент* (*лат.* in – внутри, тегумент – один из видов покрова), аналогичную защиту мегаспорангия имели и жившие в карбоне (каменноугольный период палеозойской эры) некоторые плауновидные, но у них она была представлена видоизмененным листом. С материнским спорофитом семязачаток связан посредством *халазы* (*греч.* chalaza – бугорок), через которую он получает необходимые ему вещества. Противоположный полюс имеет отверстие в интегументе – *микропиле* (*греч.* mikros – малый, pyle – ворота), через него в семязачаток проникают для оплодотворения *спермии* (так принято называть неподвижные мужские гаметы растений, в отличие от подвижных сперматозоидов).

Несмотря на то что семенные растения размножаются семенами, они все равно образуют споры. Как и у других высших растений, у семенных последовательно сменяют друг друга фазы жизненного цикла – половая и бесполая. Спорофит всегда преобладает, а гаметофит (особенно мужской) подвергается сильнейшей редукции и развивается внутри споры. **Все семенные растения являются разноспоровыми.**

В процессе размножения у семенных растений появился совершенно новый этап – *опыление – перенос различными способами проросших микроспор (пыльцевых зерен): либо непосредственно на семязачаток*

(у голосеменных), либо на рыльце пестика (у покрытосеменных). После этого в пыльцевом зерне образуется пыльцевая трубка, по которой неподвижные спермии доставляются непосредственно к микропиле семязачатка. Интересно, что если мужской гаметофит в составе пыльцевого зерна (проросшей микроспоры) транспортируется из места своего возникновения к семязачатку, то образование мегаспоры, развитие из нее женского гаметофита, оплодотворение находящейся в нем яйцеклетки и дальнейшее развитие зародыша и всего семени происходит стационарно без нарушения связи с материнским спорофитом. Напомним, что эта связь осуществляется через халазу, по которой из спорофита поставляются вещества, необходимые для последовательного осуществления всех перечисленных процессов.

Основной предпосылкой возникновения семени, несомненно, можно считать появление разноспоровости у папоротникообразных, причем, как показывают исследования ископаемых остатков, это качество появлялось несколько раз, к тому же у разных групп папоротникообразных. Биологическое значение этого очень велико, поскольку появляется возможность развития гаметофита внутри защищающей его споры, причем за счет питательных веществ, запасенных в процессе ее формирования. Значительное количество органического материала в мегаспоре позволяет ускорить развитие зародыша. Но, какими бы прогрессивными ни были разноспоровые папоротникообразные, семенные растения стоят на ином, качественно более высоком уровне организации.

Большинство исследователей считают, что семенные растения имеют общее происхождение от одной из ветвей разноспоровых папоротникообразных. Самое древнее семя было найдено **Д. Петтитом** и **Ч. Беком** в отложениях верхнего девона. Вероятно, к этому периоду можно отнести и появление семенных растений на Земле, первые из которых были голосеменными. Позднее (в юрском периоде мезозойской эры) от них произошли покрытосеменные растения. Эти две группы семенных растений мы и рассмотрим в следующих разделах.

ОТДЕЛ ГОЛОСЕМЕННЫЕ (GYMNOSPERMAE)

В этот отдел входят только древесные формы. Подавляющее большинство из них имеет прямостоячий побег (деревья и кустарники), но он может быть стелющимся или даже лиановидным (гнетум, эфедры). Размеры растений широко варьируют от небольших кустарничков до гигантских деревьев, достигающих 120 м в высоту и 12 м в диаметре (секвойядендрон гигантский). Многие голосеменные долгожители, например упоминавшийся секвойядендрон гигантский, достигают своих колоссальных размеров за более чем 3000 лет. *Все представители отдела ведут наземный образ жизни, водные формы у голосеменных отсутствуют.*

Спорофит расчленен на вегетативные органы – побег и корень. При этом **главный корень** почти всегда четко выражен в течение всей жизни растения, что принципиально отличает голосеменные от папортникообразных. От главного корня отходят боковые, а у некоторых форм голосеменных (чаще всего примитивных) могут образовываться и придаточные корни.

Стебель организован достаточно сложно. *Осевой цилиндр* (*эустель*) содержит коллатеральные проводящие пучки. Строение флоэмы сходно с папоротникообразными – как и у них, ситовидные клетки содержат ядра, а ситовидные поля на них рассеяны по боковым стенкам клеток. Ксилема представлена различного типа трахеидами, которые в большинстве случаев являются ее единственными проводящими структурами, и лишь у оболочкосеменных в древесине имеются настоящие сосуды. Проводящие элементы ксилемы и флоэмы организованы в коллатеральные проводящие пучки, которые образуют весьма совершенный осевой цилиндр – эустель. Наличие камбия делает возможным вторичное утолщение стебля. Степень ветвления у разных голосеменных неодинакова и может варьировать от очень выраженной до полного отсутствия таковой.

Анатомическое строение **листьев** сложнее, чем папоротникообразных. Это выражается в более совершенном

строении проводящих пучков и организации хлоренхимы. У низших голосеменных, а также у произрастающих в зонах с постоянно высокой температурой листья крупные и рассеченные. У некоторых форм они имеют верхушечную, или интеркалярную (вставочную), меристему, за счет которой могут достигать значительной длины (например, вельвичия удивительная, чьи листья растут в течение всей очень продолжительной жизни, достигая при этом нескольких метров в длину). У высокоорганизованных голосеменных листья, как правило, имеют более скромные размеры и цельную листовую пластинку. Часто они представлены в виде чешуй или хвои. *Большинство голосеменных являются вечнозелеными растениями*, даже те из них, которые произрастают в условиях резко континентального климата с суровыми зимами. Для этого растения выработали ряд адаптаций, повышающих их зимостойкость. Но есть и листопадные формы, например сибирская лиственница, сбрасывающие к наступлению холодов листву (кстати, лиственница является самым холодоустойчивым растением).

Как и все семенные растения, *голосеменные являются разноспоровыми*. У самых древних голосеменных – семенных папоротников – спорофиллы располагались на побеге без особого порядка. Мегаспорофиллы и микроспорофиллы современных форм собраны в группы – *стробилы* или *шишки*. Спорофиллы и образованные из них стробилы у разных видов могут существенно различаться. У примитивных форм спорофиллы крупные, располагаются в стробиле рыхло и сохраняют некоторое сходство с перистыми спорофиллами семенных папоротников. У более сложно организованных спорофиллы становятся более мелкими и цельными, часто подвергаются различным видоизменениям, а стробилы при этом более компактные.

У всех современных голосеменных стробилы образованы либо только мегаспорофиллами – *мегастробилы*, либо только микроспорофиллами – *микростробилы*. Часто их еще называют женскими и мужскими стробилами соответственно, однако определять половую принадлежность стробил не совсем корректно, поскольку

в них первоначально развиваются споры, посредством которых осуществляется не половое, а бесполое размножение. В зависимости от того, какие стробилы развиваются на спорофите, последние могут быть однодомными (если имеются как мегастробилы, так и микростробилы) или двудомными (если образуются стробилы только одного типа), чего никогда не отмечалось у спорофитов мохообразных или папоротникообразных. Размеры стробил у разных голосеменных разнятся от нескольких сантиметров до метра, соответственно варьирует и их масса. У *саговников* стробилы одиночные, но у большинства других голосеменных они собраны в группы.

В микроспорангиях голосеменных в больших количествах развиваются микроспоры. Однако название этих спор не всегда правильно отражает соотношение их размеров с размерами мегаспор, поскольку микроспоры голосеменных нередко имеют размеры, сходные с мегаспорами или даже превышающие их. *Микроспора*, окруженная экзиной и интиной, начинает развиваться еще в микроспорангии. При этом мужской гаметофит голосеменных растений, по сравнению с папоротникообразными, значительно редуцирован. Половые органы здесь в полной мере не формируются, а вместо полноценного антеридия появляется *антеридиальная клетка*, дающая начало *сперматогенной клетке*, из которой, в свою очередь, при делении образуются два неподвижных спермия или у низших голосеменных два подвижных сперматозоида.

Гаметофит, развиваясь внутри микроспоры, увеличивает свой объем. Для того чтобы оболочка споры из-за этого не лопнула, на дистальном полюсе микроспоры почти у всех голосеменных имеется борозда, значимость которой возрастает еще от того, что через нее из микроспоры выходит гаустория (у примитивных форм) или пыльцевая трубка. Назначение этих структур неодинаково. *Гаустория* служит для прикрепления мужского гаметофита к мегаспорангию и обеспечивает его питание. *Пыльцевая трубка* высокоорганизованных голосеменных обеспечивает доставку неподвижных спермиев к яйцеклеткам. Но так или иначе

оба процесса осуществляются после опыления – переноса проросшей микроспоры (пыльцевого зерна) на семязачаток, за счет которого мужской гаметофит теперь будет развиваться до полного своего формирования.

Мегаспорангий у голосеменных развивается внутри семязачатка и никогда его не покидает. Следует подчеркнуть, что *семязачатки ничем не прикрыты*, т. е. лежат «голо», что и дало название всему отделу. Они никогда не теряют связи с материнским спорофитом (напомним, что такая связь осуществляется через халазу, соединяющую семязачаток со спорофитом), из которого получают все необходимые питательные вещества. Женский гаметофит тоже значительно упрощен (по сравнению с гаметофитами папоротникообразных или, тем более, мохообразных), хотя и в меньшей степени, чем мужской. Он в течение всего развития находится внутри мегаспорангия, где на нем сравнительно быстро формируются слаборазвитые архегонии (обычно по два). В каждом архегонии находится по одной яйцеклетке. У некоторых голосеменных архегонии на женских гаметофитах не образуются. Спермии из попавшего на семязачаток пыльцевого зерна с мужским гаметофитом (в результате опыления) попадают на мегаспорангий через микропиле с помощью пыльцевой трубки, которая попросту пробивает его стенку. У более примитивных голосеменных после опыления подвижные сперматозоиды сами проникают в мегаспорангий через пыльцевые камеры после его раскрытия.

Голосеменные появились в девонском периоде палеозойской эры и были первыми на Земле семенными растениями. Полагают, что именно с ними связано вымирание менее организованных папоротникообразных, размножение которых всецело зависело от присутствия воды. Наибольшего расцвета голосеменные достигли в мезозойской эре, где они доминировали в растительных сообществах. Появление и широкое распространение значительно более прогрессивных цветковых прервало гегемонию голосеменных и привело к вымиранию большинства из них.

Видовое разнообразие современных голосеменных незначительно – около 800 видов. Однако их биомасса во многих растительных сообществах чрезвычайно велика. В наибольшей мере это относится к хвойным, которые широко распространены на Земле и особенно в областях с умеренным климатом, где эти растения имеют ландшафтное значение. К голосеменным растениям относятся давно вымершие семенные папоротники и беннеттитовые, а также современные саговниковые, гнетовые, гинкговые и хвойные. В настоящей книге мы рассмотрим только наиболее высокоорганизованных представителей голосеменных – класс хвойные.

КЛАСС ХВОЙНЫЕ (PINOPSIDA)

Хвойные являются самыми распространенными среди всех голосеменных растений. По своей значимости в природных сообществах они прочно занимают второе место после покрытосеменных. Хвойные чрезвычайно широко используются в хозяйственной деятельности человека.

Подавляющее большинство хвойных являются деревьями, но имеются и небольшое количество кустарниковых форм. Один вид – паразитаксус опаленный – является настоящим паразитом (рис. 236). Поскольку все они имеют моноподиальный тип ветвления (см. рис. 108), для хвойных характерно наличие хорошо выраженного верхушечного побега, у которого в течение всей жизни растения сохраняется апикальная меристема. Ее деятельность обеспечивает неограниченный верхушечный рост, при этом боковые ветви закладываются по спирали. Именно поэтому у многих видов хвойных образуется крона правильно конусовидной формы. Однако нижние ветви у старых деревьев длительное время сохраняются лишь у теневыносливых видов (например, у ели), а у светолюбивых (например, у сосны) быстро отмирают, из-за чего их ствол на значительном расстоянии

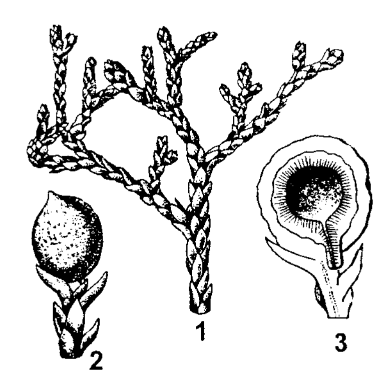


Рис. 236. *Паразитаксус опаленный (Parasitaxus ustus): 1 – ветвь с мегастробилами; 2 – мегастробил; 3 – продольный разрез зрелого семени (по О. А. Муравьевой и соавт.)*

от земли оказывается лишенным ветвей. При механическом повреждении верхушки главного побега и утрате апикальной меристемы рост растения в высоту на некоторое время приостанавливается, но затем начинает усиленно развиваться ближайшая к верхушке боковая ветвь, которая и берет на себя функции главного побега. Однако при этом может нарушаться правильная форма кроны. Для защиты верхушечной меристемы от всевозможных повреждающих факторов на апексах ветвей многих хвойных образуются своеобразные «колпачки» из плотно прилегающих друг к другу чешуй.

Если главный побег у хвойных характеризуется неограниченным верхушечным ростом, то боковые ветви многих видов часто имеют ограниченный рост. Такие «укороченные» побеги называются *брахибластами* (*греч.* brachys – короткий, blastos – росток), в отличие от «нормальных» побегов с неограниченным ростом – *ауксибластов* (*греч.* auxano – увеличиваю, расту, blastos – росток). Нередко функционирующие листья имеются лишь на укороченных побегах, например у сосны (рис. 237), а на длинных они не развиваются. Между тем у ряда видов (лиственницы, кедра) нормальные листья образуются на обоих типах побегов.

Многие хвойные живут очень долго. В частности, произрастающие в Северной Америке секвойядендроны гигантские (как мы уже выше говорили) могут достигать 3000 лет, а возраст одного из экземпляров другого североамериканского долгожителя – сосны долговечной – специалисты оценили в 4900 лет! Разумеется, постоянный верхушечный прирост в течение та-

Рис. 237. *Укороченный побег с пятью листьями сосны сибирской (Pinus sibirica) (по «Жизнь растений», т. 4)*

кого значительного промежутка времени позволяет этим деревьям приобретать поистине циклопические размеры. Тот же секвойядендрон достигает более 100 м высоты при толщине ствола 12 м, за что вполне обоснованно получил название «мамонтово дерево».

Внутренняя анатомия стебля хвойных достаточно типична и во многом напоминает стебель гинкго. Большую часть его объема составляет древесина, а кора и сердцевина развиты относительно слабо. Особенно это характерно для старых деревьев. Вся ксилема хвойных состоит из трахеид, сосуды у них не обнаружены. Причем в течение тысячелетий происходило последовательное уменьшение длины трахеид. Проводящая способность ксилемы хвойных очень высока, чему в немалой степени способствует наличие в трахеидах окаймленных пор с торусами (см. рис. 62, том 1) (более подробно об этом рассказано в разделе, посвященном проводящим тканям). Проводящие элементы флоэмы (ситовидные клетки) еще не имеют сопровождающих клеток, а ситовидные поля располагаются на боковых стенках. Сам проводящий цилиндр хвойных представляет собой эндархный эвстель.

Между ксилемой и флоэмой располагается камбий, обеспечивающий хвойным вторичное утолщение стебля. А поскольку в условиях сезонного климата деятельность камбия зависит от времени года, в стеблях большинства хвойных образуются хорошо выраженные кольца ежегодного прироста древесины. Многократное заложение перидермы и деятельность феллогена приводит со временем к образованию на периферии стебля толстого слоя корки.

Характерной особенностью класса является слабое развитие паренхимы в стебле. Однако ее можно обнаружить в виде очень узких лучей (из одного или двух рядов клеток) в промежутках между рядами трахеид. Кроме

того, паренхима может окружать многочисленные смоляные ходы. Сами смоляные ходы (или каналы) также являются характерным признаком для большинства хвойных. Они располагаются в коре и древесине стебля, а у некоторых видов, кроме того, еще и в листьях. Смоляные ходы у хвойных относятся к схизогенному типу (см. раздел, посвященный выделительным тканям), т. е. представляют собой более или менее обширные межклеточные пространства в виде каналов, заполненные смолами, эфирными маслами и бальзамами. Все эти вещества выделяются одним слоем живых клеток, выстилающих смоляные ходы. Снаружи от клеток выстилки располагается слой мертвых клеток, и все вместе это окружает небольшое количество паренхимы (напомним, что паренхима всегда образована живыми клетками).

Листья у хвойных всегда цельные (изредка листовая пластинка может иметь неровные края). Продольные и поперечные размеры листьев широко варьируют. Причем у подавляющего большинства хвойных продольные размеры многократно превышают поперечные (см. рис. 237). Такие сильно вытянутые игольчатые листья называются хвоей. Длина отдельных хвоинок колеблется от одного сантиметра у ели до 45 см у произрастающей в Северной Америке *сосны болотной* (самые длинные листья среди ныне живущих хвойных вообще).

Реже игловидных у хвойных бывают чешуевидные листья (рис. 238). Наконец у некоторых видов, обитающих в условиях теплого климата (араукариевые, подокарповые), листья крупные с широкой листовой пластинкой (рис. 239). В частности, у *подокарпа наибольшего* листья достигают 35 см в длину и 9 см в ширину. У рода *филлокладус* функционирующие листья имеются лишь до трехлетнего возраста, после чего они опадают. При этом фотосинтетическую функцию берут на себя листовидные филлокладии, которые развиваются в пазухах опавших листьев (рис. 240). Кроме фотосинтезирующих зеленых листьев, у многих хвойных образуются видоизмененные чешуевидные листья коричневого цвета, выполняющие, главным образом, защитную роль.

Листья некоторых хвойных соединяются со стеблем посредством короткого черешка, но у большинства видов они сидячие, кроме того, у кипарисовых листья срастаются не только со стеблем, но и друг с другом. Листорасположение зависит от возраста растения. В частности, у всех хвойных первые листья на стебле располагаются поочередно, а последующие спирально (у большинства видов), мутовчато или супротивно (у кипарисовых).

При изучении анатомического строения листьев большинства хвойных выявляются адаптации, позволяющие максимально экономить воду (напомним, что такой тип листьев называется ксероморфным – *греч.* xeros – сухой, morphe – форма). Поверхность листа покрыта толстым слоем кутикулы, в которую глубоко погружены устьица (см. рис. 130). Следует отметить, что *тип строения устьичного аппарата видоспецифичен*, и это обстоятельство оказывается весьма кстати при

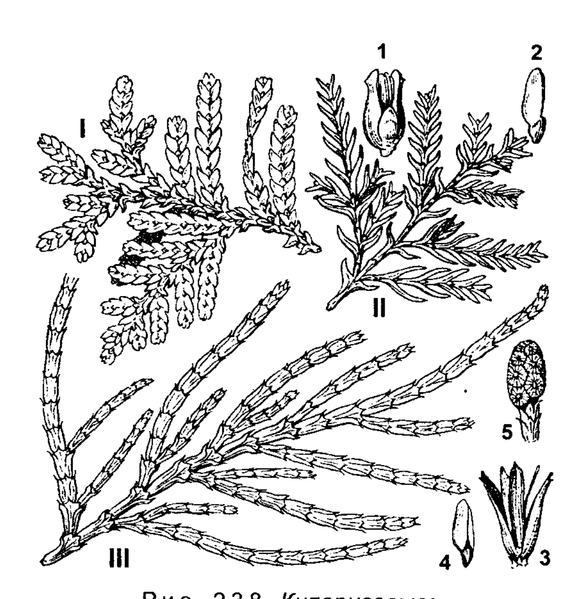


Рис. 238. *Кипарисовые:*
I – либоцедрус оперенный (Libocedrus plumosa); II – австроцедрус чилийский (Austrocedrus chilensis) с шишкой (1) и семенем (2); III – калоцедрус крупночешуйчатый (Calocedrus macrolepis) с шишкой (3), семенем (4), микростробилом (5) (по Г. А. Денисовой и соавт.)

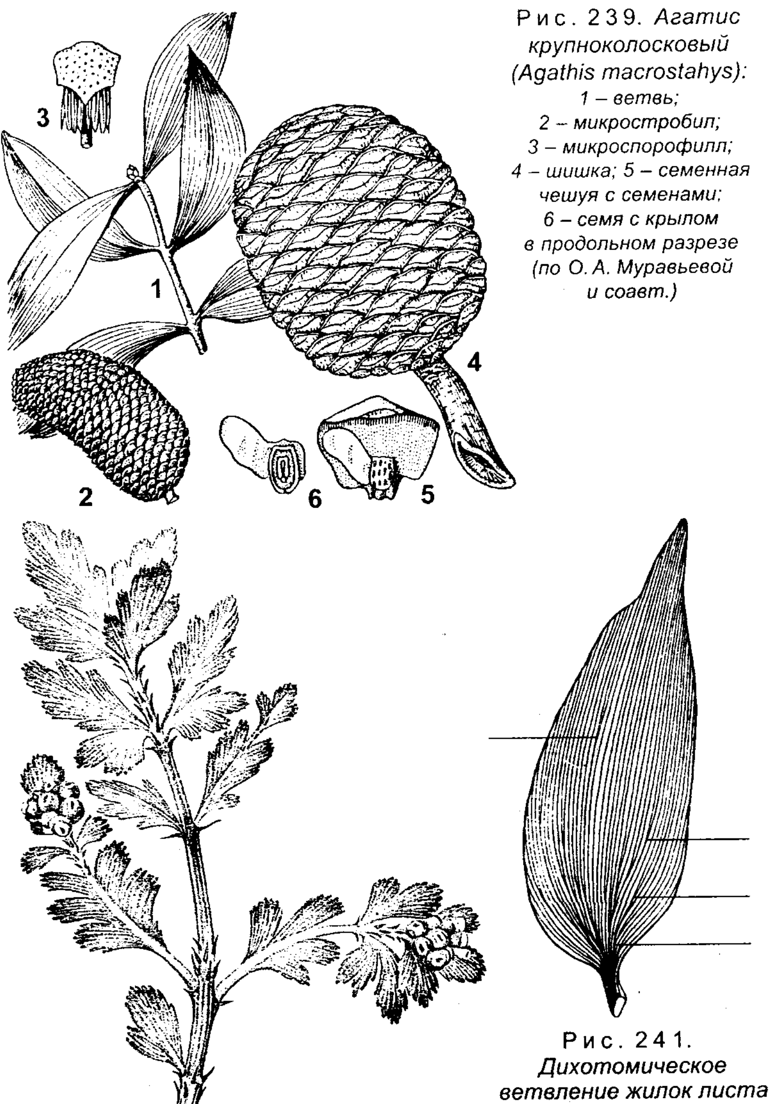


Рис. 239. *Агатис крупноколосковый (Agathis macrostahys):* *1 – ветвь; 2 – микростробил; 3 – микроспорофилл; 4 – шишка; 5 – семенная чешуя с семенами; 6 – семя с крылом в продольном разрезе (по О. А. Муравьевой и соавт.)*

Рис. 240. *Филлокладус асплениелистный (Phyllocladus aspleniifolius), ветвь с уплощенными листоподобными побегами и шишками на них (по «Жизнь растений», т. 4)*

Рис. 241. *Дихотомическое ветвление жилок листа агатиса белого (Agathis alba). Линиями показаны точки дихотомического ветвления (по О. А. Муравьевой и соавт.)*

определении систематического положения исследуемого растения. Сами эпидермальные клетки обычно некрупные, с толстыми оболочками. Изнутри к эпидерме прилежат несколько слоев *гиподермы* (*греч.* hypo – внизу, снизу, derma – кожа), которая и обеспечивает жесткость хвои. Под гиподермой располагается фотосинтезирующий мезофилл. Чаще всего он складчатый, но у многих (пихты, тиса, а также у видов с широкими листьями) мезофилл подразделяется на палисадный и губчатый. Часто в мезофилле присутствуют смоляные ходы.

Транспорт растворенных веществ в листе осуществляется по проводящим структурам жилок. Жилкование зависит от формы листа. У игловидных (хвои) обычно имеется одна жилка (у сосен она раздваивается), а у широких листьев жилкование параллельное, причем вблизи своего начала жилки могут дихотомически делиться (рис. 241). Проводящие элементы отделены от мезофилла листа слоем эндодермы, под которой находятся проводящие клетки, осуществляющие связь мезофилла с проводящими пучками. Сами проводящие пучки коллатеральные открытого типа и окружены склеренхимой.

За редким исключением, листья у хвойных многолетние. Однако некоторые виды, например лиственница (рис. 242), к зиме сбрасывают хвою и тем самым вообще исключают какую-либо потерю воды через устьица в течение зимы, у других видов могут опадать целые ветви, разумеется, вместе с находящимися на них листьями.

Корневая система у хвойных обычно развита очень хорошо. При этом у большинства из них в течение всей жизни сохраняется главный корень, т. е. корневая система у них стержневого типа. От длинного главного корня отходят боковые, которые нередко также достигают значительной длины. Кроме длинных, имеются и относительно короткие, но обильно ветвящиеся корни, которые, главным образом, и снабжают растение водным раствором минеральных веществ. Эти вещества корни могут самостоятельно всасывать из почвы или получать от гриба, с которым растение вступает во взаимовыгодные симбиотические отношения (напомним, что

такое содружество корня с гифами гриба называется микоризой, подробней о ней рассказано в разделе, посвященном корню). У растений, произрастающих на переувлажненном (болота) или каменистом (скалы) субстрате, главный корень выражен значительно слабее, и часто его бывает трудно определить среди многочисленных, хорошо развитых боковых корней, ориентированных более или менее горизонтально.

Отдельные особи хвойных могут быть однодомными или двудомными, но *стробилы у них всегда однополые*. При этом стробилы обычно не одиночные, а собраны в группы, которые часто называют «шишками», или «соцветиями» (рис. 243) (отметим, что употребление обоих

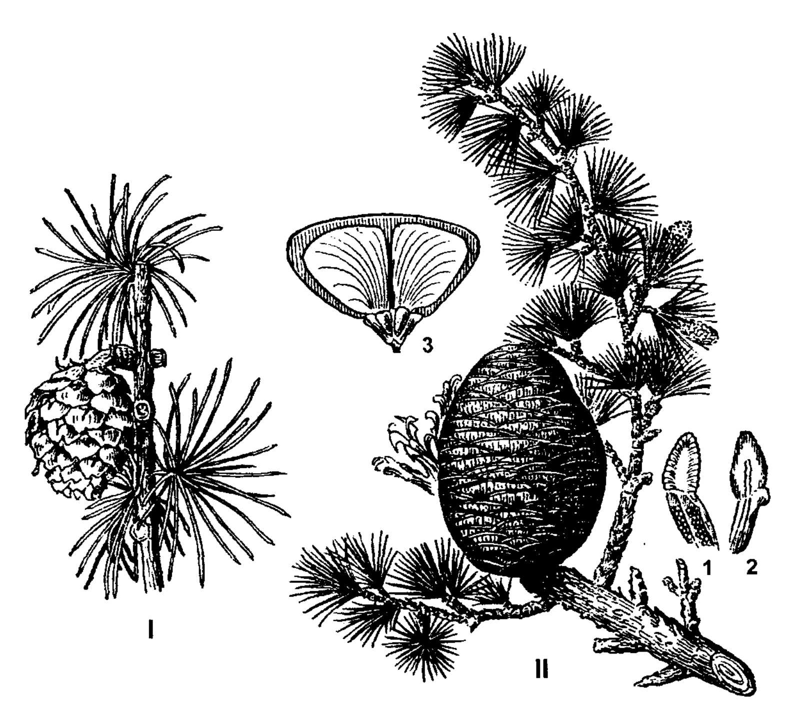


Рис. 242. *Лиственница (Larix decidua) и кедр (Cedrus deodara): I – ветвь лиственницы с женской шишкой и кучками хвоинок на укороченных побегах; II – ветвь кедра с мужскими шишками и одной женской; 1, 2 – микросворофиллы; 3 – семенная чешуя с семяпочками (по Н. А. Комарницкому и соавт.)*

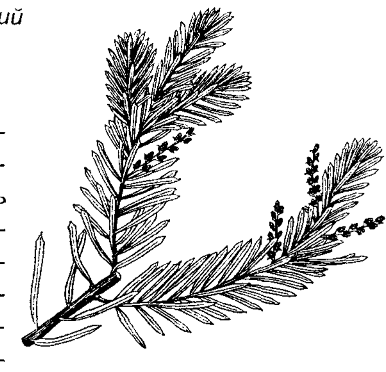


Рис. 243. *Подокарп андийский (Podocarpus andinus), ветвь с микростробилами (по О. А. Муравьевой и соавт.)*

терминов в этом случае весьма условно, поскольку шишка и есть сам стробил, а здесь речь идет о собрании стробилов, соцветия же имеются только у цветковых растений, но никак не у голосеменных). Однако у большинства хвойных на протяжении тысячелетий прослеживалась тенденция к постепенному уменьшению количества стробилов в одном собрании вплоть до одного (рис. 244).

Собрания микростробилов располагаются в пазухах вегетативных листьев (реже они имеют верхушечное расположение). Сами микростробилы в пределах одного собрания располагаются на общей оси в пазухах кроющих чешуй. Чешуи, расположенные вблизи основания оси, обычно не имеют стробилов (что говорит о упомянутых выше процессах уменьшения количества стробилов в собраниях), а сама ось заканчивается верхушечным микростробилом. Такой примитивный тип собраний микростробилов в настоящее время сохранился лишь у некоторых подокарповых. У других же хвойных в собрании сохранился лишь верхушечный микростробил, а остальные постепенно редуцировались.

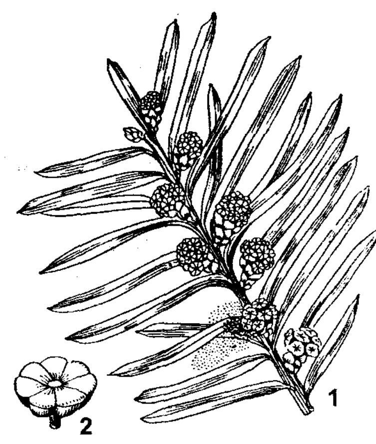


Рис. 244. *Тисс ягодный (Taxus baccata): 1 – ветвь с микростробилами; 2 – микроспорофилл (по О. А. Муравьевой и соавт.)*

Микростробил устроен очень просто и представляет собой укороченную ось с расположенными на ней

микроспорофиллами (рис. 245). У большинства хвойных спорофиллы располагаются по спирали (рис. 246), исключением являются кипарисовые (см. рис. 238), у которых они располагаются супротивно или мутовчато (напомним, что расположение на стебле вегетативных листьев у них имеет такой же порядок).

Разнообразная форма микроспорофиллов в свое время привела к возникновению активной дискуссии об их происхождении. Коротко суть ее заключается в следующем. Все типы морфологических вариантов можно разделить на две основные группы: радиально-симметричные (например, у сосновых) и дорзовентральные (в частности, у тиссовых). Часть ботаников считала (а некоторые считают и поныне), что наиболее

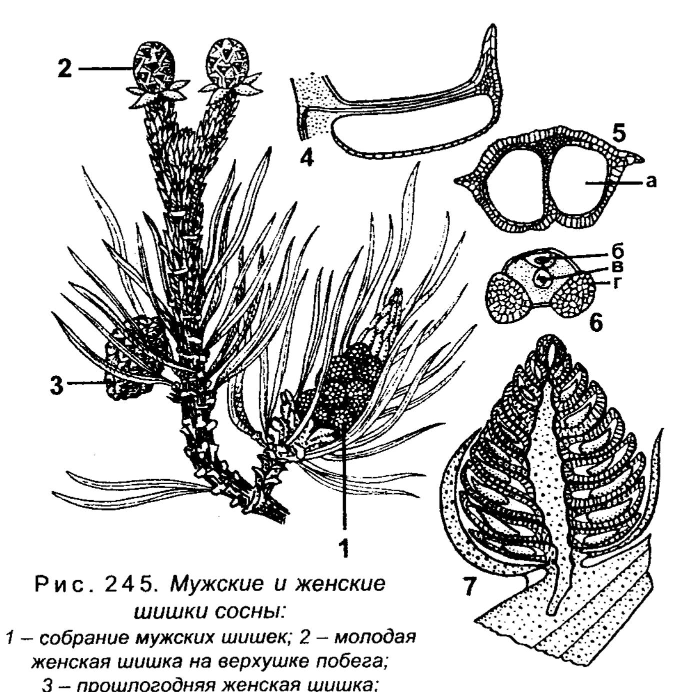


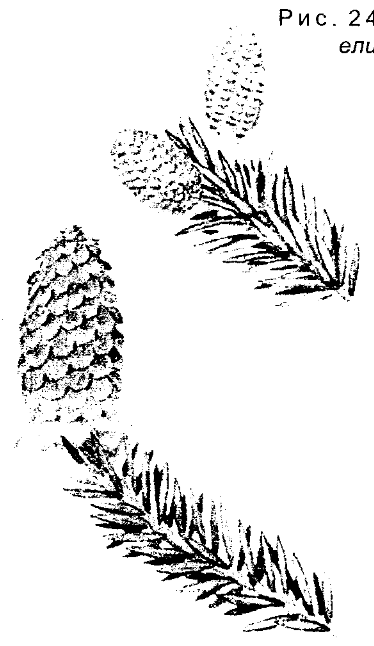
Рис. 245. *Мужские и женские шишки сосны:*
1 – собрание мужских шишек; 2 – молодая женская шишка на верхушке побега; 3 – прошлогодняя женская шишка; 4 – продольный разрез микроспорофилла; 5 – поперечный разрез микроспорофилла (а – микроспорангий); 6 – микроспора (б – антеридиальная клетка; в – вегетативная клетка; г – воздушный мешок); 7 – продольный разрез мужской шишки, на оси расположены чешуйки со спорангиями (по Л. В. Кудряшову, с изменениями и дополнениями)

ранней и примитивной формой микроспорофиллов является радиально-симметричная. Однако исследования **М. Уайлда** показали, что такой микроспорофилл возник в результате последовательного сращения нескольких плоских микроспорофиллов, имеющих верхушечное расположение. По этой причине большинство специалистов считают радиально-симметричные микроспорофиллы более совершенными.

На микроспорофиллах образуются микроспорангии, чаще всего их два, но у некоторых хвойных на микроспорофилле может насчитываться до 15 микроспорангиев. Из находящейся внутри спорангия спорогенной ткани образуются материнские клетки спор. Необходимые для спорогенеза вещества поставляет тапетум, который снаружи окружает спорогенную ткань. Еще более периферийно располагаются несколько слоев клеток, причем оболочки самых наружных из них имеют вторичные утолщения, напоминающие таковые у проводящих элементов ксилемы. Такие утолщения оболочки необходимы для раскрывания зрелого микроспорангия.

Каждая из материнских клеток спор, подвергшись редукционному делению, дает начало тетраде микроспор. Как и положено, спора окружена двумя оболочками: интиной и экзиной, но при этом покровы микроспор хвойных имеют немало особенностей. Некоторые из них свойственны всему классу в целом, другие же специфичны лишь для определенных видов. Прежде всего это относится к форме микроспор, которая может быть весьма разнообразной. Зачастую причиной этому служат воздушные мешки, которые образуются у микроспор многих хвойных в результате расхождения интины и экзины. Считают, что наиболее ранним и примитивным является вариант с одним воздушным мешком, расположенным по окружности микроспоры (он имелся у некоторых вымерших хвойных, а также присутствует у различных видов современного рода *тсуга*). У большинства сосновых и подокарповых наличествуют два воздушных мешка. У некоторых видов их может быть больше, в то же время у лиственницы и

Рис. 246. *Веточки с микростробилами ели обыкновенной (Picea abies) (по «Жизнь растений», т.4)*



некоторых других воздушных мешков нет вообще. Кроме формы, чрезвычайно вариабелен рельеф наружной оболочки микроспоры – экзины, что позволяет с высокой точностью определить видовую принадлежность исследуемых образцов. Благодаря присутствию в покровах микроспор спорополленинов последние длительное время не разрушаются и хорошо сохраняются в ископаемых остатках.

У большинства хвойных развитие мужского гаметофита начинается еще когда микроспоры находятся внутри микроспорангия (рис. 247), что, впрочем, отнюдь не оригинально и характерно для многих других растений – голосеменных и покрытосеменных. Однако у большинства кипарисовых и тиссовых деление ядра микроспоры и, соответственно, формирование мужского заростка происходит уже после опыления семязачатка. У разных хвойных процессы идут неодинаково, поэтому мы более подробно рассмотрим этапы развития мужского гаметофита сосны, отмечая по ходу иные возможные варианты. После двух первых делений ядра микроспоры образуются две проталлиальные клетки (небольшого размера) и крупная антеридиальная. Проталлиальные клетки недолговечны и вскоре отмирают, причем это всегда происходит вблизи оболочки микроспоры, где уплотненные остатки этих клеток образуют дисковидной формы структуры. У других хвойных ситуация с проталлиальными клетками может обстоять совершенно иначе: от полного отсутствия таких клеток (у кипарисовых, тиссовых и некоторых других)

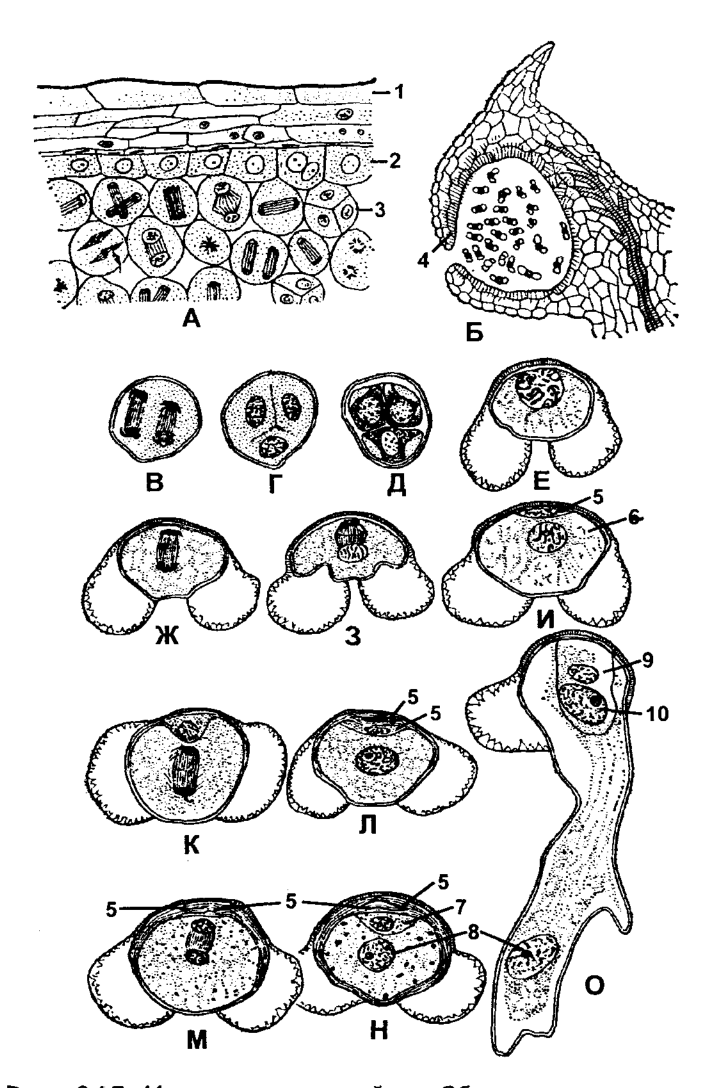


Рис. 247. *Микроспорангии хвойных. Образование микроспор и формирование мужского гаметофита у сосны:*
А – продольный разрез микроспорангия Pinus laricio (1 – эпидермис; 2 – выстилающий слой; 3 – тетрада спор среди делящихся материнских клеток спор); Б – продольный разрез через микроспорангий Pseudolarix (4 – эндотеций); В – первое деление материнской клетки спор; Г – второе деление; Д – тетрада спор; Е – микроспора; Ж – О – прорастание микроспоры сосны (5 – проталлиальные клетки; 6 – вегетативная клетка; 7 – антеридиальная клетка; 8 – вегетативное ядро; 9 – клетка-ножка; 10 – сперматогенная клетка) (по Н. А. Комарницкому и соавт.)

до значительного развития проталлиальной ткани мужского гаметофита (у араукариевых и некоторых подокарповых), которая в итоге может насчитывать до 40 клеток. На этом развитие мужского заростка временно приостанавливается, и микроспоры выпадают наружу через продольную щель, к тому времени появившуюся на стенке микроспорангия. Полагают, что этому способствуют особенности утолщения на оболочках наружного слоя стенки микроспорангия, о которых мы говорили выше.

Следует отметить, что на одном растении образуется громадное количество микроспор. И, если дерево растет не одиночно, а в лесу или в роще, составленной особями одного вида, микроспоры в период массового высеивания могут покрывать субстрат довольно толстым слоем. Естественно, при этом подавляющее большинство спор погибает, но часть из них окажется на семязачатках и продолжит (или начнет, если в момент опыления микроспора находилась в одноядерном состоянии) свое развитие. Остается отметить, что *хвойные являются ветроопыляемыми растениями*. Процессу переноса пыльцы в немалой степени способствует наличие воздушных мешков (разумеется, у тех видов, которые их имеют, например у той же сосны).

Семязачатки развиваются на мегастробилах, о которых стоит рассказать подробнее. Они, как и микростробилы, собраны в группы, но организация этих собраний имеет свои принципиальные особенности. На протяжении тысячелетий у хвойных отмечено два основных направления видоизменения собраний мегастробилов. Первый, наиболее примитивный тип представляет собой длинную ось, на которой спирально располагаются кроющие чешуи, несущие в своих пазухах одиночные мегастробилы. Такие собрания, напоминающие сережки, свойственны некоторым подокарповым (кстати, следует отметить, что собрания микростробилов у них также организованы в виде сережек). При этом у большинства видов отмечается уменьшение числа мегастробилов, чаще всего остается лишь один из них – верхушечный.

Второй тип собраний характеризуется сильным укорочением оси за счет уменьшения длины междоузлий. У головчатотиссовых такое образование еще довольно рыхлое, но у большинства хвойных имеются компактные скопления мегастробилов, которые чисто тривиально называют «шишками» (к сожалению, в ботанической номенклатуре отсутствует общепринятый термин, который бы в полной мере и ясно определял такие собрания).

На оси шишки сидят кроющие чешуи, в пазухах которых находятся семенные чешуи (сильно упрощенные мегастробилы), названные так потому, что на верхней стороне у них расположены семязачатки (рис. 248). У многих хвойных обе чешуи (кроющая и семенная) свободны, но нередко они срастаются между собой (рис. 249). При этом одна из них доминирует, а другая в значительной степени редуцируется. Гораздо чаще преимущественно развита семенная чешуя (в частности, у сосновых), но у некоторых таксодиевых больше выражена кроющая чешуя, а семенная почти не развита.

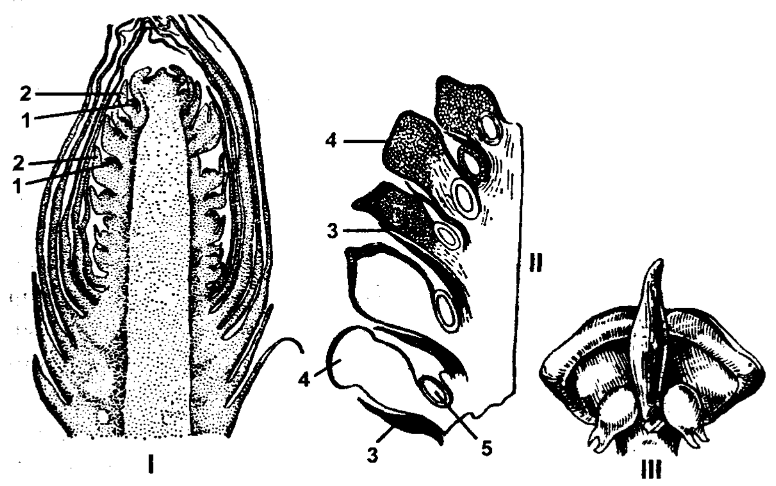


Рис. 248. *Продольный разрез женской шишки и вегетативного побега сосны:*
I – молодая женская шишка Pinus banksiana (1– семенные чешуи; 2 – кроющие чешуи); II – строение женской шишки, продольный разрез (3 – кроющая чешуя; 4 – семенная чешуя; 5 – семяпочка); III – семенная чешуя с семязачатками
(по Н. А. Комарницкому и соавт., с изменениями и дополнениями)

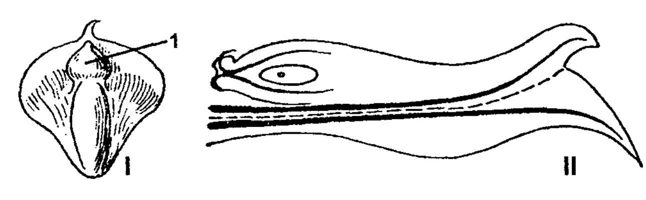
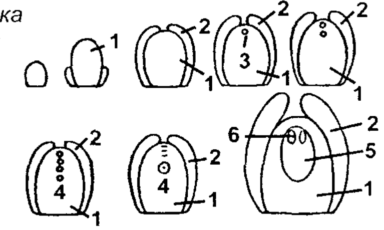


Рис. 249. *Сросшиеся семенная и кроющая чешуи у араукарии (Araucaria):*
I – общий вид; II – продольный разрез; 1 – язычок на верхней стороне семенной чешуи (по Н. А. Комарницкому и соавт., с изменениями)

Если листовое происхождение кроющих чешуй никогда не вызывало сомнений, то в отношении возникновения семенных чешуй на протяжении более ста лет между ботаниками не было единогласия. **Р. Браун** (1827) считал семенную чешую видоизмененным листом. Но этому принципиально противоречит расположение семенной чешуи в пазухе кроющей чешуи (имеющей, как мы уже отмечали, листовое происхождение), тогда как *лист всегда развивается на стебле*. На это обстоятельство указывал один из создателей клеточной теории **М. Шлейден** (1839). Тогда в противовес «листовой» гипотезе была выдвинута «побеговая», постулировавшая семенную чешую как сильно укороченный побег. Убедительные доказательства в пользу этой гипотезы привели сначала **А. Браун** (1842) и **Л. Челаковский** (1879 – 1900), основываясь на изучении уродливых шишек лиственницы, у которых кроющие чешуи представлены вегетативными листьями, а семенные – короткими побегами с листьями, а затем **А. Имс** и **Э. Синнот** (1913), исходя из результатов анатомических исследований. В настоящее время уже никто из специалистов не оспаривает побеговое происхождение семенных чешуй.

Как мы уже говорили выше, на верхней стороне семенных чешуй находятся семязачатки (см. рис. 248). Чаще всего их два, реже один или более двух. Семязачаток у хвойных в своем строении не имеет принципиальных особенностей и, как у всех семенных растений, состоит из нуцеллуса (мегаспорангия) и его покрова – интегумента. Зачаток нуцеллуса возникает первым

Рис. 250. *Развитие семязачатка и женского гаметофита сосны:*
1 – нуцеллус; 2 – интегумент; 3 – археспорий; 4 – мегаспоры; 5 – эндосперм; 6 – архегоний (по Н. А. Комарницкому и соавт.)



в виде небольшого бугорка (рис. 250). После этого вокруг него появляется валик, который со временем обрастает нуцеллус, однако не полностью – на вершине семязачатка обязательно остается отверстие (микропиле, или пыльцевход). Интегумент обычно состоит из трех слоев. Средний из них одревесневает, а наружный и внутренний становятся мясистыми и даже сочными.

В нуцеллусе большинства хвойных образуется единственная материнская клетка спор (мегаспороцит). В результате мейотического деления она дает начало четырем мегаспорам, расположенным цепочкой одна над другой (рис. 251). Из всей тетрады развивается лишь одна мегаспора – нижняя, расположенная дистальнее других от микропиле, а остальные погибают. У кипарисовых, таксодиевых, тиссовых и некоторых сосновых в мегаспорангии формируются сразу несколько мегаспороцитов, из которых образуются довольно много мегаспор, однако и у этих растений полного развития достигает лишь одна из них.

Развитие женского гаметофита (как и у всех голосеменных, у хвойных оно происходит внутри мегаспоры) начинается с последовательной серии свободных митотических делений ядра мегаспоры (интересно, что деления всех ядер сбалансированы и происходят одновременно). В результате в общей цитоплазме появляется довольно большое количество ядер. Крупная центральная вакуоль оттесняет эти ядра на периферию, и все они оказываются в постенном слое цитоплазмы. Следующим этапом является разделение многоядерного гаметофита на отдельные клетки. Вначале возникают клеточные перегородки, ориентированные перпендикулярно поверхности мегаспоры,

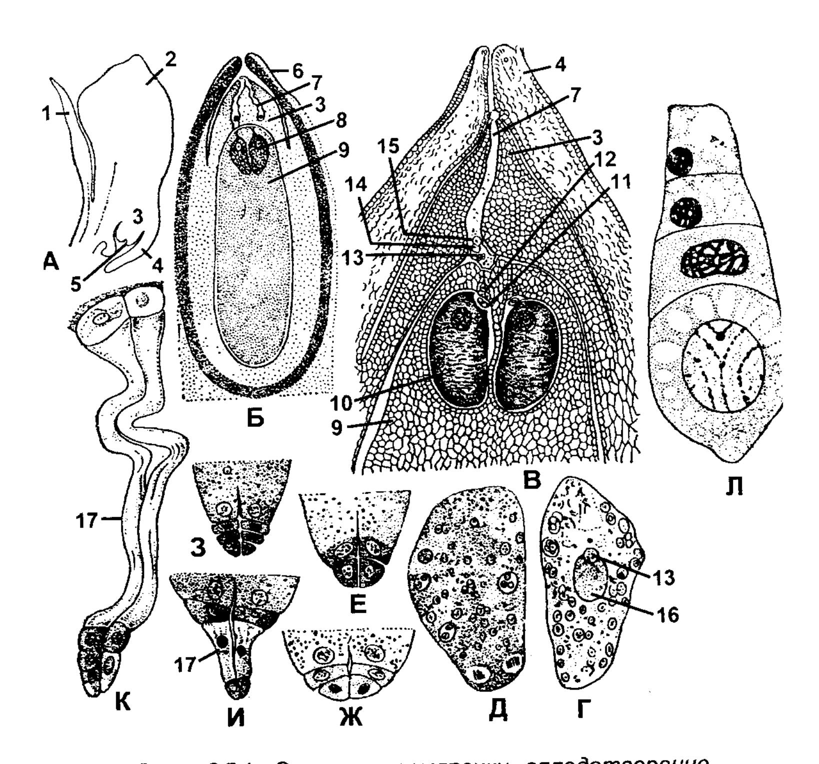


Рис. 251. *Строение семяпочки, оплодотворение и образование зародыша у сосны:*
А – продольный разрез молодых чешуек из шишки Pinus laricio; Б – продольный разрез семяпочки Pinus laricio; В – верхняя часть семяпочки Pinus silvestris на втором году ее развития; Г – яйцеклетка Pinus silvestris в момент оплодотворения; Д – К – последовательные стадии развития зародыша; Л – тетрада мегаспор Pinus laricio; 1 – кроющая чешуя; 2 – семенная чешуя; 3 – нуцеллус; 4 – интегумент; 5 – пыльцевая камера; 6 – интегумент; 7 – пыльцевая трубка; 8 – архегоний; 9 – эндосперм; 10 – яйцеклетка; 11 – брюшная канальцевая клетка; 12 – клетки шейки архегония; 13 – мужские гаметы (спермии); 14 – остаток клетки-ножки антеридия; 15 – ядро пыльцевой трубки; 16 – ядро яйцеклетки; 17 – подвесок (по Н. А. Комарницкому и соавт.)

после чего наметившиеся компартменты полностью разделяются между собой. Следует отметить, что и здесь события разворачиваются одновременно во всех ячейках. На верхней части женского заростка (напомним, что его еще называют первичным эндоспермом) формируются чаще всего два сильно редуцированных архегония

с крупными яйцеклетками и шейками (см. рис. 251-Б, 251-В), которые у большинства представителей класса образованы восемью клетками, расположенными в два этажа. У некоторых хвойных (в частности, у кипарисовых) количество архегониев может быть гораздо более значительным – до 200. При этом они располагаются тесной группой, тогда как у остальных два архегония отделены друг от друга прослойками ткани женского гаметофита.

Теперь продолжим разговор о развитии мужского гаметофита, который мы прервали на моменте попадания пыльцы на семязачаток. У разных хвойных оно осуществляется неодинаково, и мы попытаемся рассмотреть лишь наиболее типичные варианты. Чаще всего встречается тот из них, который характерен для сосны и наиболее полно изучен (к сожалению, в соответствующей учебной литературе нередко его приводят как единственный). Опыление у них происходит обычно в конце весны – начале лета, когда семенные чешуи в шишке немного расходятся, открывая при этом семязачатки. В образовавшуюся щель проникает пыльца, которая в это время в изобилии присутствует в перемещающихся воздушных массах. Как у многих других голосеменных, через микропиле семязачатка хвойных выделяется опылительная жидкость. К ней и пристает пыльца. Затем в течение короткого промежутка времени (за несколько минут) опылительная жидкость всасывается семязачатком и вместе с ней пыльцевые зерна перемещаются по направлению к нуцеллусу. Важно отметить, что благодаря воздушным мешкам пыльцевые зерна все это время имеют постоянную ориентацию в пространстве. При этом действующие в качестве поплавка мешки обращены кверху, а противоположный полюс – к нуцеллусу. После этого семенные чешуи плотно смыкаются и остаются в таком положении вплоть до момента созревания семян, а мужской гаметофит продолжает свое развитие.

Антеридиальная клетка, поделившись, дает начало небольшой генеративной клетке и более крупной клетке трубки. Разумеется, у тех хвойных, у которых

проталлиальные клетки не образуются и опыление семязачатка осуществляется одноядерной микроспорой, генеративная клетка и клетка трубки возникают сразу после первого деления ядра микроспоры. Затем лопается наружный покров микроспоры – экзина и из нее выходит пыльцевая трубка, окруженная интиной. В отличие от клетки-гаустории некоторых других голосеменных, пыльцевая трубка хвойных служит только для доставки неподвижных спермиев к находящейся в брюшке архегония яйцеклетке. За некоторое время до этого генеративная клетка делится и образует стерильную клетку-ножку, которая незадолго до оплодотворения отмирает, и сперматогенную клетку, после деления которой появляются два спермия. Следуя по ходу разросшейся пыльцевой трубки через шейку архегония в его брюшко, спермии выходят из трубки и один из них оплодотворяет яйцеклетку. У тиссовых, араукариевых, а также у ели и пихты спермии, возникшие из нескольких развившихся пыльцевых зерен, оплодотворяют сразу несколько яйцеклеток. Образовавшиеся при этом зиготы приступают к развитию, но полноценный зародыш формируется лишь из одной из них.

Сразу же после оплодотворения в зиготе происходит последовательный ряд свободных делений ядра. В результате появляются 16 клеток, которые относительно друг друга демонстрируют строгую ориентацию, располагаясь друг над другом в четыре этажа (или уровня) по четыре клетки в каждом. Эта стадия именуется *первичным, или зачаточным, зародышем* (*предзародыш, проэмбрио*). Обращаем внимание читателя на то, что у хвойных, в отличие от более примитивных голосеменных, ядра, образовавшиеся в результате свободных делений ядра зиготы, занимают не постенное расположение, а опускаются в нижнюю часть клетки (см. рис. 251-Д).

Стадия проэмбрио завершается началом формирования зародыша и структур, обеспечивающих его развитие. Первым появляется подвесок. Он берет начало из клеток второго (снизу) этажа предзародыша, которые при этом удлиняются. Эти клетки активно выделяют

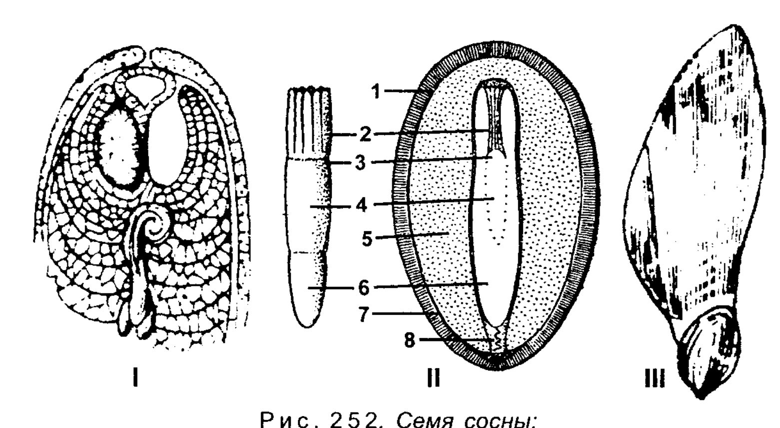


Рис. 252. *Семя сосны:*
I – образование семени; II – семя в продольном разрезе; III – зрелое семя с крылышком: 1 – интегумент; 2 – семядоли; 3 – точка роста зародыша; 4 – подсемядольное колено; 5 – эндосперм; 6 – корешок; 7 – нуцеллус; 8 – подвесок (по Н. А. Комарницкому и соавт., с изменениями и дополнениями)

гидролитические ферменты, расщепляющие сложные органические соединения, накопленные в эндосперме, до состояния, удобного развивающемуся зародышу. В процессе его снабжения деятельное участие принимают клетки, возникшие из самого верхнего этажа проэмбрио. Судя по всему, клетки третьего этажа особой роли не имеют и в дальнейшем не дифференцируются. Сам зародыш образуется из клеток самого нижнего этажа проэмбрио. В окончательно сформированном виде зародыш хвойных состоит из корешка, подсемядольного колена (стебелька) и семядолей, количество которых может сильно варьировать, причем даже у родственных видов, и колеблется от 2 (у тиссовых) до 18 (у некоторых сосновых). Обычно сохраняется и подвесок, который у разных хвойных широко различается по форме и размерам (рис. 252).

Тем временем интегумент семязачатка трансформируется в покров семени. Обычно (но не всегда) покровы семян у хвойных твердые, и в дальнейшем они надежно защищают зародыш от неблагоприятных воздействий факторов окружающей среды. Кроме того, из семенной чешуи, с которой семя все еще остается

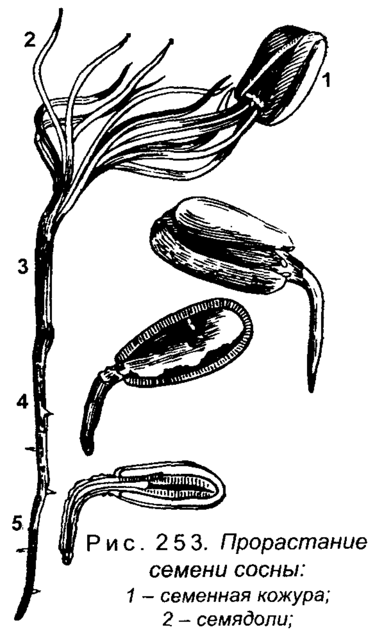


Рис. 253. *Прорастание семени сосны:*
1 – семенная кожура;
2 – семядоли;
3 – гипокотиль; 4 – главный корень, 5 – боковые корни
(по Н. А. Комарницкому и соавт., с изменениями)

связанным, образуется тонкое крылышко, благодаря которому семя после выпадения из шишки подхватывается ветром и переносится им зачастую на значительные расстояния от материнского растения.

Прорастание семян хвойных всегда происходит после периода покоя (рис. 253). Этот период отличается от временного промежутка между опаданием семени и его прорастанием, который имеет место у примитивных голосеменных, поскольку у последних в это время попросту продолжается развитие зародыша, и его прорастание тем самым становится невозможным до полного завершения процесса. Поэтому этот отрезок времени нельзя считать периодом покоя. Иное дело у хвойных – их семя содержит окончательно сформированный зародыш, в периоде покоя в семени не происходит никаких принципиальных событий, за исключением процессов, направленных на поддержание жизнеспособности семени.

Для подавляющего большинства хвойных вегетативное размножение нехарактерно. Но и здесь можно найти исключения. Например, стелющиеся ветви можжевельника могут образовывать придаточные корни, после чего связь с главным стволом и местом укоренения постепенно прерывается и ветви становятся самостоятельными растениями.

Из всех ныне живущих семенных растений хвойные первыми появились на Земле (рис. 254). Их ископаемые остатки обнаружены в отложениях каменноугольного

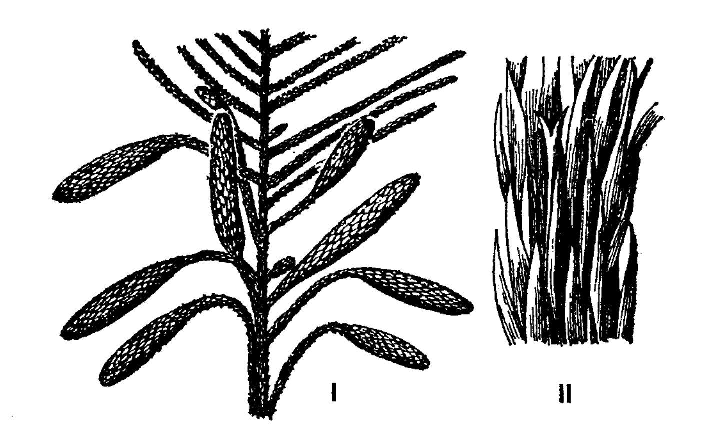


Рис. 254. *Лебахия (Lebachia piniformis):*
I – нижняя часть ветви с прямостоячими женскими шишками и висячими мужскими шишками; II – цельные и раздвоенные на верхушке листья
(по Н. А. Комарницкому и соавт.)

периода палеозойской эры (для сравнения, гинкго, которое ввиду древности уважительно именуют «живым ископаемым», обнаружены лишь в слоях, относящихся к перми). За прошедшие после этого 370 млн. лет хвойные последовательно и успешно конкурировали со многими группами споровых и семенных растений, которые появлялись и вымирали, не выдержав борьбы за выживание. При этом им постоянно удавалось приспосабливаться к изменениям климатических условий. Несмотря на то что хвойные появились еще в палеозое, наиболее громко о себе они заявили несколько позднее – в мезозое. Уже в триасовом периоде эти растения были широко распространены, а в юрском и меловом хвойные нередко доминировали в растительных сообществах и были представлены максимальным количеством видов. Появление цветковых приостановило наметившуюся было гегемонию хвойных, однако, пережив многих современников, они прекрасно приспособились и к нынешним условиям многих географических районов. При этом хвойные часто доминируют в растительных сообществах (например, таежные леса).

В середине мезозойской эры наметились различия в сосредоточении и распространении различных семейств хвойных. При этом сосновые, кипарисовые, тиссовые и таксодиевые оказались привязанными к северному полушарию, а араукариевые и подокарповые – к южному. В настоящее время хвойные главным образом произрастают в северном полушарии. Там они могут образовывать огромные по протяженности лесные массивы, которые часто состоят из представителей всего лишь одного или нескольких видов. В южном полушарии хвойные леса (правда, менее грандиозные, чем в северном полушарии) можно встретить в Южной Америке (Огненная Земля, Патагония) и в Океании (Тасмания, Новая Зеландия). Сравнительно недавно (уже в четвертичном периоде кайнозойской эры) хвойные произрастали в Антарктиде. До ледникового периода эти растения равномерно заселяли территории, однако последнее оледенение привело к вымиранию значительного числа их видов. В особенности это относится к Евразии, где вымерли большинство древних теплолюбивых хвойных (секвойя, таксодиум и др.).

На сегодняшний день хвойные являются самыми распространенными среди всех голосеменных и не только ввиду частой встречаемости, но и по видовому разнообразию. В настоящее время на Земле произрастают около 600 видов, которые объединяют в 55 родов и семь семейств.

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Чем отличаются семенные растения от споровых?
2. Назовите основные компоненты семени.
3. Что такое семязачаток? Как он устроен?
4. Какие признаки присущи голосеменным?
5. Как организованы проводящие ткани у хвойных?
6. Какое строение имеют мужские шишки сосны? Женские шишки?
7. Как формируется женский гаметофит у сосны?
8. Как происходит оплодотворение у хвойных?
9. Как развиваются зародыш и другие компоненты семени у сосны?

ОТДЕЛ ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ, ИЛИ ЦВЕТКОВЫЕ (ANGIOSPERMAE, ИЛИ MAGNOLIOPHYTA)

В этот отдел входят самые высокоорганизованные растения из когда-либо существовавших на нашей планете. От других они отличаются многими прогрессивными особенностями, но прежде всего их объединяет наличие совершенно нового образования, осуществляющего размножение (причем как половое, так и бесполое), – *цветка*.

Преобладающим поколением у покрытосеменных является автотрофный спорофит. Гаметофит при этом редуцирован, причем степень этой редукции максимальна во всем растительном мире. К тому же гаметофит никогда не бывает самостоятельным и живет за счет спорофита (т. е. является гетеротрофным).

В отличие от голосеменных, которые представлены исключительно древесными растениями, жизненные формы покрытосеменных гораздо разнообразней. Считается, что деревянистые стебли были присущи самым ранним цветковым, т. е. такая форма является изначальной и более древней, чем травянистая. Выделяют три основные морфологические группы: *деревья, кустарники* и *кустарнички*. Напомним, что у типичного дерева четко определяется одна главная ось (ствол), которая обычно имеет прямостоячее положение, у кустарников же образуется не один, а несколько стволов примерно одинакового диаметра и высоты (их обычно называют стволиками), а кустарнички отличаются от кустарников прежде всего более скромными размерами – до полуметра. У всех древесных форм на протяжении всей жизни в осевых органах имеется активный камбий, который последовательно откладывает слои вторичной древесины, обеспечивая тем самым растению вторичный рост в толщину. При этом надземные побеги древесных растений всегда являются многолетними.

Обладая более совершенным по сравнению с другими растениями способом размножения, цветковые растения быстро распространились по Земле. Но, оказавшись

под воздействием самых разнообразных экологических факторов, им пришлось приспосабливаться, чтобы выжить. Одной из наиболее важных форм адаптаций было появление травянистых растений, которые независимо друг от друга возникли у многих групп, произраставших в разных условиях. Так, в лесах, образованных высокорослыми деревьями, травянистые растения с лазящими побегами или эпифиты, использующие другие растения в качестве опоры, относительно легко могут достигать освещенных пространств. В засушливых условиях травянистые растения обладают несомненными преимуществами перед древесными, потому что за очень непродолжительный влажный период они успевают сформировать вегетативную массу, достаточную для развития генеративных органов и образования семян. Те же преимущества имеют травы, произрастающие в полярных широтах, а также на высокогорьях. К тому же там они надежно защищены снегом после завершения вегетационного периода. Производимая масса семян относительно вегетативной массы спорофита у травянистых растений значительно больше, чем у древесных. То есть на создание семян у них затрачивается значительно меньше материала.

В зависимости от продолжительности жизни травянистые растения подразделяют на однолетние, двулетние и многолетние. Однолетние отмирают сразу же после развития плодов. Двулетние обычно в первый год жизни образуют только вегетативные органы, а во второй цветут и плодоносят. Многолетние травы живут и плодоносят несколько лет, но при этом каждый год все надземные побеги у них отмирают, а подземные перезимовывают и на следующий год дают начало новому поколению надземных побегов.

Полагают, что травы возникли в результате прекращения деятельности латеральных меристем (камбия). Это сделало невозможным вторичное утолщение стебля. Одновременно с этим происходило увеличение относительного объема паренхимных тканей и прежде всего сердцевинных лучей. При этом строение такого побега во многом напоминает молодые однолетние

побеги древесных форм. Поэтому многие специалисты считают основной причиной появления травянистых растений значительное сокращение продолжительности всего жизненного цикла, когда однолетние надземные побеги не одревесневают и не перезимовывают, а окончательно развиваются и плодоносят в тот же вегетационный сезон, после чего отмирают. Исключением являются лежачие надземные побеги некоторых трав, живущие по два-три года.

Нередко основным критерием внешнего определения травянистых растений считают степень жесткости стебля. Однако он не является абсолютно надежным, потому что у многих трав завершивший свое развитие стебель становится деревянистым и очень жестким. У них даже развивается значительный объем вторичной древесины, что в еще большей степени усиливает их сходство с древесными растениями. Но при этом следует иметь в виду, что такие побеги к зиме отмирают, чем они прежде всего и отличаются от многолетних побегов древесных форм. Наконец есть промежуточные варианты, которые трудно с уверенностью отнести к травянистым или древесным растениям. Среди живущих на Земле в настоящее время цветковых большую часть составляют именно травы.

Мы отмечали выше, что травянистые формы произошли от древесных и появились они в разных группах цветковых растений, причем независимо друг от друга. Причиной этого были конкретные условия обитания. Вместе с тем у некоторых растений происходил обратный процесс трансформации травянистых форм в древесные. Однако исчезнувшие ранее признаки не могут появиться вновь в прежнем виде и возврат от травянистых растений к древесным не мог привести к повторному появлению исходных древесных форм. И действительно, вторично древесные цветковые растения очень непохожи на привычные нам деревья с «классической» анатомией стебля. Вторичное утолщение у них происходит не в результате постоянной деятельности камбия, а из-за последовательной закладки в паренхиме коры новых слоев камбия, который и образует слои

проводящих тканей (такой тип вторичного роста называется *поликамбиальным* – *греч.* poly – много, многое и *лат.* cambium – обмен, он свойствен вторично древовидным двудольным, в частности саксаулу). У однодольных первичный камбий вообще не активен, и у них значительная толщина стебля обычно достигается за счет изначальной деятельности верхушечных меристем (именно так дело обстоит у пальм).

У покрытосеменных тело расчленено на главные вегетативные органы – побег и корень. В зависимости от условий обитания и конкретной специализации вида побег может иметь самое разнообразное строение (здесь цветковым вообще нет равных во всем царстве растений). Он может быть прямостоячим, лежачим, вьющимся, лазящим, цепляющимся и т. д. (см. рис. 111, 112, 113). Самыми разнообразными могут быть и метаморфозы побегов.

Во внутреннем строении цветковых прежде всего необходимо отметить прекрасно развитую систему проводящих элементов. Проводящие ткани у них самые совершенные среди всех растений. В частности, ксилема почти всегда имеет сосуды (см. рис. 76), которые обеспечивают более быстрый транспорт воды и растворенных в ней веществ от корня по стеблю и далее в листья. Напомним, что появление сосудов ученые связывают с дальнейшей эволюцией трахеид, имеющих лестничную поровость. При этом изменяются их пропорции в сторону превалирования не продольных размеров, а поперечных и, главное, появляются сквозные отверстия (перфорации) в стенках соседних элементов – члеников сосудов. Естественно, что водный раствор быстрее перемещается по сосудам, отдельные членики которых сообщаются между собой через сквозные перфорации, а не по трахеидам, транспорт по которым осуществляется через поры (углубления) во вторичных клеточных стенках. К тому же первичная клеточная стенка в порах остается интактной, что замедляет транспорт (более подробно о строении сосудов и трахеид рассказано в разделе, непосредственно посвященном проводящим

тканям). Очень немногие покрытосеменные не имеют сосудов. Чаще всего это примитивные формы, но у некоторых отсутствие сосудов носит вторичный характер и связано с условиями жизни (например, у водного растения ряски).

Изменения затронули и флоэму цветковых. Как и ксилема, она стала более совершенной по сравнению с предыдущими группами высших растений. Проводящие элементы в ней представлены уже не ситовидными клетками с ядрами, а ситовидными трубками (см. рис. 77, 78). К особенностям последних относят отсутствие в деятельном состоянии ядер и наличие рядом одной или нескольких сопровождающих клеток. Ситовидная трубка и сопровождающие клетки образуются из общей *материнской клетки*. После ее деления из дочерней клетки большего размера образуется *элемент ситовидной трубки*, а из меньшей – *сопровождающая клетка*, которая иногда после этого делится еще, образуя не одну, а несколько сопровождающих клеток. Ситовидные поля на ситовидных трубках располагаются группами, причем не на боковых стенках, а на концах ситовидных трубок, образуя простые (одно ситовидное поле) или сложные (несколько полей) ситовидные пластинки. Напоминаем, что ситовидные поля представляют собой группы сквозных отверстий в клеточной оболочке, через которые осуществляется связь и транспорт между соседними клетками. Как и членики сосудов, ситовидные трубки на протяжении исторического развития изменялись в сторону относительного увеличения поперечных размеров и уменьшения продольных. Правда, у них эти изменения выражены в значительно меньшей степени, но все же данное обстоятельство указывает на сходное направление преобразований основных элементов в обоих типах проводящих тканей.

Имеющиеся живые клеточные элементы составляют паренхиму. В ксилеме она ориентирована вертикально и составляет древесинную или тяжевую паренхиму или горизонтально, образуя радиальные древесинные лучи. Но в любом случае при этом образуется система

связанных между собой живых клеток. В горизонтальных лучах древесинной паренхимы клетки могут быть вытянуты вдоль продольной оси органа или радиально (перпендикулярно) по отношению к ней. Такие лучи называются *гетероцеллюлярными* (*греч.* heteros – другой и *лат.* cellula – клетка), или *гетерогенными*, обычно они имеются у примитивных цветковых. Более же прогрессивные формы имеют древесинные лучи, клетки которых ориентированы только перпендикулярно продольной оси побега. Называются они *гомоцеллюлярными* (*греч.* homos – равный, одинаковый и *лат.* cellula – клетка), или *гомогенными*. Судя по всему, последний вариант лучше приспособлен к переносу веществ в радиальном направлении, что и требуется от такого рода паренхимы.

Вертикальные лучи паренхимы тоже могут быть организованы по-разному. Так, у бессосудистых цветковых или у обладателей примитивных сосудов с лестничными перфорациями паренхима в ксилеме располагается без выраженного порядка между проводящими элементами. Это *метатрахеальная* (*греч.* meta – после, за, через) паренхима. Более продвинутой является *терминальная* паренхима, которая формирует непрерывные тяжи тонкостенных клеток вдоль образовавшихся проводящих элементов ксилемы, но не вокруг них, а лишь в той области, где ежегодная деятельность камбия завершает прирост древесины. Наконец наиболее совершенной ботаники считают *околососудистую*, или *вазицентрическую* (*лат.* vas – сосуд), паренхиму, образующую вокруг сосудов своеобразную муфту.

Сказанное выше в общих позициях относится не только к побегу, но и к корню. Здесь мы не будем подробно останавливаться на детальном строении этого органа (подробно о нем рассказано в соответствующем разделе, посвященном корню), а лишь отметим наиболее существенные особенности, присущие цветковым. В частности, корневая система у покрытосеменных всегда начинается с зародышевого корешка семени и возникающими от него боковыми корнями. В зависимости от преимущественного развития корневая система цветковых бывает двух

типов: стержневая, в которой в течение всей жизни деятельно сохраняется главный корень, и мочковатая, в которой главный корень рано приостанавливает свой рост и корневая система формируется за счет большого количества придаточных корней, имеющих приблизительно равный калибр. Вместе с тем отмечается чрезвычайно большое разнообразие видоизменений корней, вызванных особенностями условий произрастания. И здесь мы отсылаем читателя к разделу, непосредственно посвященному видоизменениям и метаморфозам корня в анатомии растений.

Листья, покрывающие стебли, у покрытосеменных отличаются большим морфологическим разнообразием. Это относится как к их размерам, так и степени рассеченности, а также форме листовой пластинки. Согласно современным воззрениям исходной формой листа у цветковых была овальная пластинка с перистым жилкованием. В дальнейшем происходило расширение ближайшей к черешку части листовой пластинки, в результате чего появились яйцевидные листья. В дальнейшем происходило рассечение пластинки, что привело к появлению сначала трехлопастной, а затем и пятилопастной листовой пластинки. Более глубокое рассечение вначале привело к пальчатосложному листу, а впоследствии и перистосложному. Одновременно происходила дифференцировка листа на листовую пластинку и черешок, которые у исходных форм не были четко дифференцированы.

Цветок

Главной и уникальной особенностью покрытосеменных является их способность формировать укороченные и видоизмененные побеги – цветки. Относительно происхождения цветка до сих пор ведутся споры, однако наиболее распространенной считается гипотеза, согласно которой цветок, как и стробилы голосеменных, возникли из спороносных побегов примитивных голосеменных, вероятнее всего семенных папоротников. У них еще не было стробилов, поэтому цветок

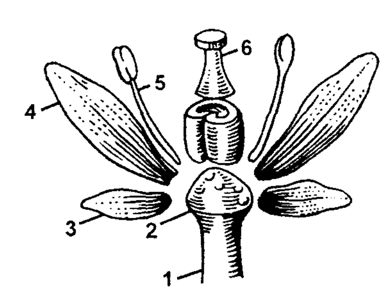


Рис. 255. *Схема строения цветка:*
1 – цветоножка; 2 – цветоложе; 3 – чашелистик; 4 – лепесток; 5 – тычинка; 6 – пестик (по В. Г. Хржановскому и соавт.)

изначально не мог произойти от шишек, а возник самостоятельно. В дальнейшем эволюция стробилов голосеменных и цветков покрытосеменных уже проходила независимо друг от друга.

Цветки состоят из различных частей, образующих в своей совокупности удивительным образом организованную систему, которая обеспечивает течение сложных процессов размножения, причем как бесполого, так и полового (рис. 255).

Цветок всегда занимает апикальное положение, но при этом он может располагаться как на верхушке главного побега, так и бокового. Относительно удлиненное междоузлие – *цветоножка* – связывает цветок с остальным растением. Но у многих видов она отсутствует или сильно укорочена. В таких случаях цветки называют сидячими. Расширенная дистальная часть цветоножки называется *цветоложем*. Обычно оно уплощено, но иногда может быть вогнутым или, наоборот, выпуклым (рис. 256). Цветоложе является осью цветка, только сильно укороченной, и в пазухах очень коротких ее междоузлий располагаются все органы цветка. Часть из них несет генеративные функции, а другие предназначены лишь для того, чтобы наилучшим образом обеспечить протекание процессов размножения. Рассмотрим их по порядку.

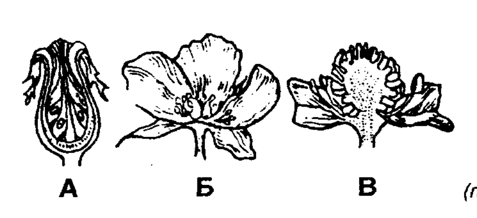


Рис. 256. *Формы цветоложа:*
А – вогнутое – у шиповника (Rosa canina); Б – плоское – у пиона (р. Paeona); В – выпуклое – у лютика (Ranunculus sceleratus) (по В. Г. Хржановскому и соавт.)

Околоцветник

Околоцветник составляют *чашечка* и *венчик*. У подавляющего большинства растений они присутствуют в цветке одновременно, такой околоцветник называют *двойным* (рис. 257), если же имеется только чашечка или только венчик (что бывает чаще) – *простым* (рис. 258). Наконец, у небольшого числа видов цветок вообще лишен околоцветника и поэтому называется *беспокровным*, или *голым* (рис. 259).

Чашечка (Calex) образована из различного количества *чашелистиков* (*лат.* sepalum). Они происходят из обычных вегетативных листьев и очень часто имеют зеленую окраску, благодаря чему фотосинтезируют. Однако основной функцией чашелистиков является

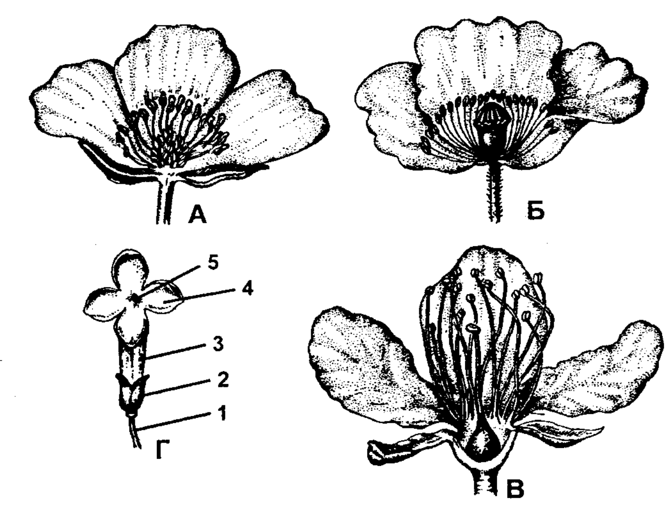


Рис. 257. *Части цветка:*
А – цветок с двойным околоцветником, множеством тычинок и апокарпным гинецеем (лютик); Б – цветок с двойным околоцветником, множеством тычинок, рано опадающей чашечкой и ценокарпным многоплодолистиковым гинецеем (мак); В – цветок с двойным околоцветником, чашелистики у основания срослись с цветоложем и образовали углубление, в котором находится гинецей, состоящий из одного плодолистика, тычинок много, они прикреплены к краю цветоложа (слива); Г – цветок со сростнолистной чашечкой и сростнолепестным венчиком (сирень); 1 – цветоножка; 2 – чашечка; 3 – трубочка венчика (в сростнолепестном венчике); 4 – доля венчика (в сростнолепестном венчике); 5 – зев венчика (по В. Х. Тутаюк, с изменениями)

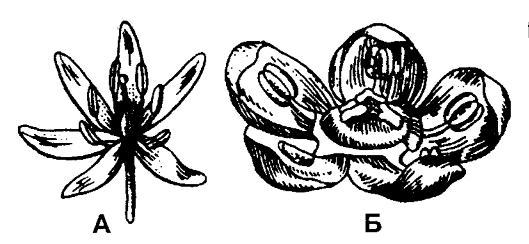


Рис. 258. *Простые околоцветники:* *А – венчиковидный – у лука гусиного (Gagea lutea); Б – чашечковидный – у свеклы (Beta vulgaris) (по В. Г. Хржановскому и соавт.)*

не снабжение растения органическими веществами, а защита развивающихся частей цветка до его распускания. В случае отсутствия венчика чашелистики принимают лепестковидную форму и ярко окрашены (например, у некоторых лютиковых). Иногда они выполняют некоторые другие функции и в соответствии с ними подвергаются различным морфологическим трансформациям. Чашелистики могут быть обособлены друг от друга или срастаться между собой.

Венчик (Corolla) образован различным количеством лепестков (*лат.* petalum). Их происхождение также может быть связано с вегетативными листьями, но у большинства видов они представляют собой уплощенные и разросшиеся стерильные тычинки. У многих покрытосеменных (например, у розовых, гвоздичных маковых и др.) в пределах одного цветка видны различные переходные формы от тычинок к лепесткам. Нередко в процессе формирования из тычинки лепестка происходят нарушения, в результате чего появляются махровые лепестки. Это обстоятельство подметили селекционеры культурных цветов и пользуются им для выведения нужных форм.

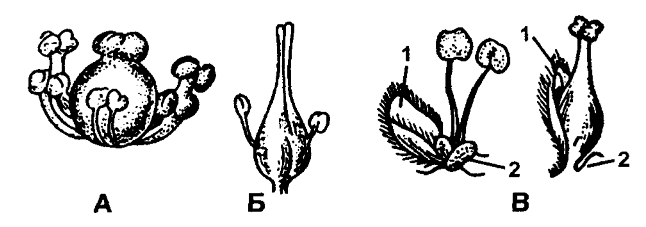


Рис. 259. *Цветки без околоцветника (голые):* *А – белокрыльника (Calla palusfris); Б – ясеня (р. Fraxinus); В – ивы (р. Salix) (А, Б – обоеполые; В – раздельнополые): 1 – кроющий лист; 2 – нектарник (по В. Г. Хржановскому и соавт.)*

Рис. 260. *Цветки с привенчиком:* *А – нарцисс (Narcissus pseudonarcissus); Б – пассифлора (р. Passiflora); 1 – привенчик (по В. Г. Хржановскому и соавт.)*

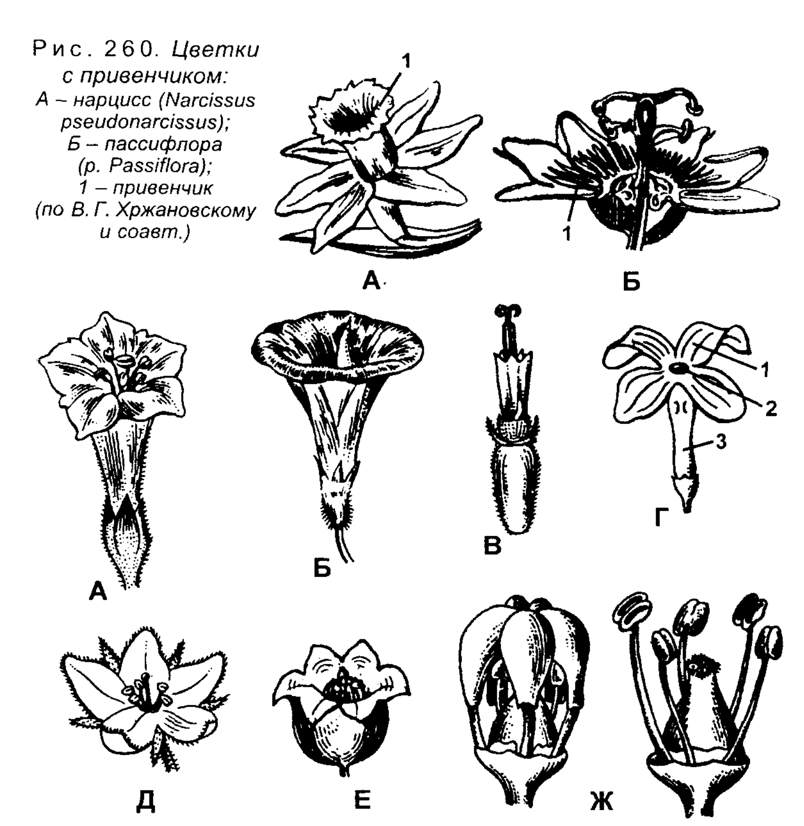


Рис. 261. *Формы сростнолепестных актиноморфных венчиков:* *А, Б – воронковидный [А – у табака (Nicotiana tabacum); Б – у вьюнка (Convolvulus arvcnse)]; В – трубковидный – у подсолнечника (Helianthus annuus); Г – блюдцевидный – у сирени (р. Syringa): 1 – отгиб; 2 – зев; 3 – трубка; Д – колосовидный – у вербейника (р. Lysimachia); Е – колокольчатый – у ландыша (Conuallaria majalis); Ж – колпачковый – у винограда (Vitis vinifera) (по В. Г. Хржановскому и соавт.)*

Рис. 262. *Формы сростнолепестных зигоморфных венчиков:* *А – двугубый – у шалфея (р. Saluia); Б – язычковый – у тау-сагыза (Scorzonera tau-saghyz); В – шпористый – у льнянки (р. Linaria) (по В. Г. Хржановскому и соавт.)*



Вблизи основания лепестков иногда образуются дополнительные структуры, которые в совокупности называются *привенчиком* (рис. 260). Как и чашелистики, лепестки венчика могут срастаться между собой краями (*спростнолепестный* венчик – рис. 261 и рис. 262) или оставаться свободными (*свободнолепестный* венчик). Следует отметить, что сростнолистная чашечка отнюдь не обязательно влечет за собой наличие сростнолепестного венчика (и наоборот). Нередко сростнолистная чашечка соседствует со свободнолепестным венчиком или свободные чашелистики сочетаются со сросшимися лепестками венчика.

Венчик особенно хорошо развит у цветков, опыляемых насекомыми. Как правило, лепестки у них очень крупные и ярко окрашенные, поскольку это необходимо для привлечения желаемых опылителей. Другим способом привлечь к себе внимание насекомых пользуются растения с мелкими и относительно невзрачными цветками. У них цветки собираются в крупные соцветия и сообща дают о себе знать. У ветроопыляемых покрытосеменных венчик развит относительно слабо или даже подвергается редукции.

Тычинки (андроцей)

Эти органы цветка представляют собой микроспорофиллы. В наиболее примитивном случае тычинка представляет собой довольно широкую пластинку с тремя жилками. С двух сторон от центральной жилки располагаются четыре продольно вытянутые

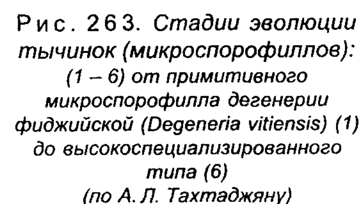


Рис. 263. *Стадии эволюции тычинок (микроспорофиллов): (1 – 6) от примитивного микроспорофилла дегенерии фиджийской (Degeneria vitiensis) (1) до высокоспециализированного типа (6) (по А. Л. Тахтаджяну)*

микроспорангия (по два с каждой стороны). В такой тычинке имеется большое количество стерильной ткани. В настоящее время такой тип сохранился лишь у немногих цветковых (в частности, у дегенерии фиджийской). Дальнейшая эволюция тычинки заключалась в постепенном уменьшении стерильной ткани и сближении микроспорангиев (рис. 263). В итоге сформировалась тычинка, характерная для большинства современных покрытосеменных. Она состоит из тычиночной нити, представляющей собой остаток стерильной ткани и пыльника, образованного значительно сближенными микроспорангиями.

В тычиночной нити обычно сохраняется лишь центральная жилка (рис. 264), а две боковые не развиваются. У некоторых цветков нить укорочена настолько, что практически не видна, и пыльник выглядит сидячим, но значительно чаще она хорошо выражена. Пыльник также образован четырьмя микроспорангиями, расположенными попарно относительно разделяющего их остатка стерильной ткани – *связника* (рис. 265). Через связник проходит проводящий пучок, доставляющий

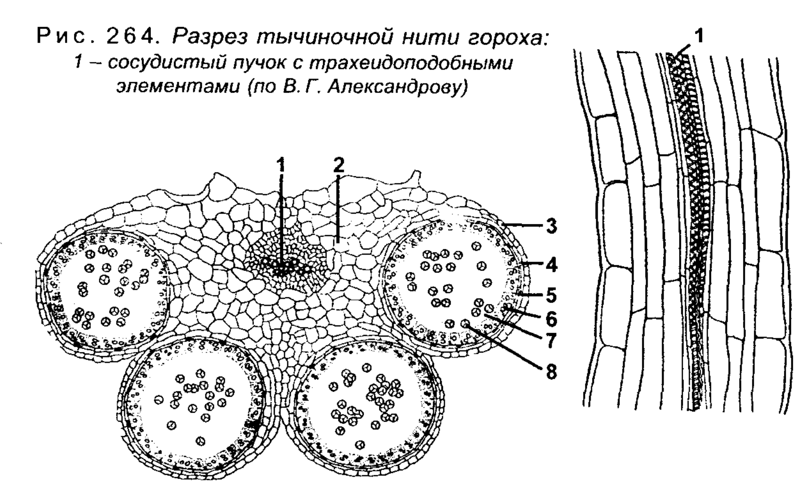


Рис. 264. *Разрез тычиночной нити гороха: 1 – сосудистый пучок с трахеидоподобными элементами (по В. Г. Александрову)*

Рис. 265. *Поперечный разрез пыльника капусты огородной (Brassica oleracea): 1 – проводящий пучок; 2 – связник; 3 – эпидерма; 4 – эндотеций; 5 – средний слой; 6 – тапетум; 7 – гнездо пыльника; 8 – тетрады микроспор (по А. Л. Тахтаджяну)*

необходимые для развития микроспорангиев вещества. Отдельные микроспорангии у цветковых называются *пыльцевыми гнездами*. Обычно их численность равняется четырем (четырехгнездные, или тетраспорангиатные, пыльники), но нередко, по завершении созревания, между соседними микроспорангиями разрушаются соединяющие их стенки, и пыльники становятся двугнездными (не совсем корректный термин, поскольку каждое из таких «гнезд» образовано двумя микроспорангиями). Изредка разрушаются стенки между всеми четырьмя микроспорангиями, образуя одно гнездо. А у ведущего паразитический образ жизни арцеутобиума вообще изначально образуется только один микроспорангий.

Количество тычинок в одном цветке у разных покрытосеменных широко варьирует от одной до нескольких сотен. У более прогрессивных видов обычно наблюдается небольшое количество тычинок, но иногда увеличение их численности носит вторичный характер. Часто расположенные в одном цветке тычинки имеют разное строение. В частности, они могут различаться по форме (рис. 266) или длине тычиночных нитей. Кроме того, все или несколько тычинок могут срастаться между собой – *однобратственный* андроцей, если срастаются все тычинки; *двубратственный*, если одна из тычинок не срослась с остальными; *многобратственный*,

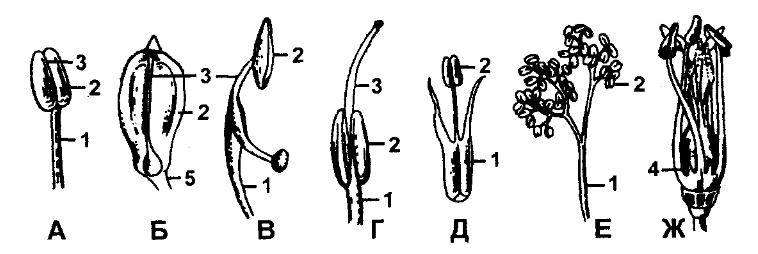


Рис. 266. *Формы тычинок:*
А – с неподвижным пыльником – у шиповника (Rosa rugosa); Б – с сидячим пыльником – у фиалки (р. Viola); В – со связником в виде коромысла – у шалфея (р. Salvia); Г – с длинным связником – у вороньего глаза (Paris quadrifolia); Д – с боковыми выростами тычиночной нити – у лука круглоголового (Allium sphaerocephalum); Е – с разветвленной тычиночной нитью – у клещевины (Ricinus communis); Ж – стаминодий – у льна (Linum usitatissimum); 1 – тычиночная нить; 2 – пыльник; 3 – связник; 4 – стаминодий; 5 – цветоложе (по В. Г. Хржановскому и соавт.)

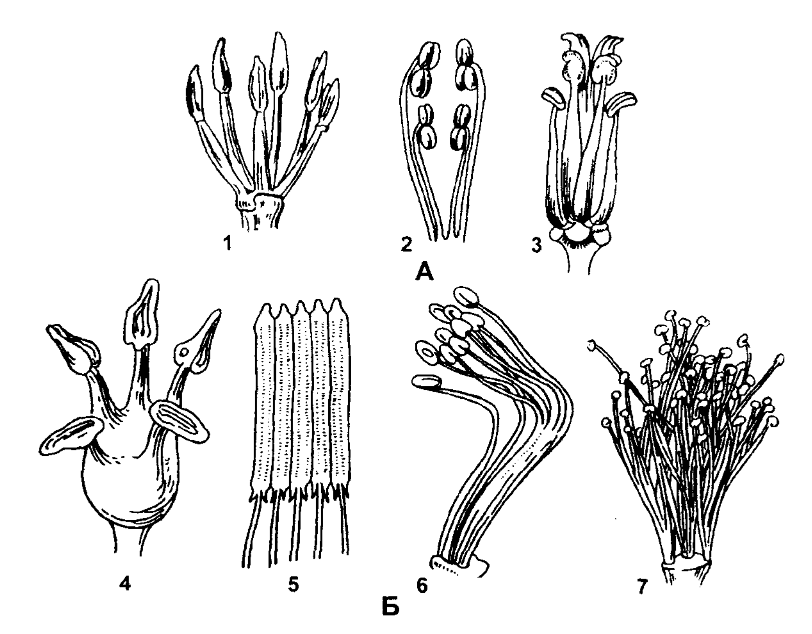


Рис. 267. *Типы андроцея:*
А – свободный: 1 – тюльпана (р. Tulipa); 2 – двусильный яснотковых (сем. Lamiaceae), 3 – четырехсильный капустных (сем. Brassicaceae); Б – сросшийся: 4 – однобратственный вербейника (р. Lysimachia); 5 – однобратственный астровых (сем. Asteraceae); 6 – двубратственный бобовых (сем. Fabaceae); 7 – многобратственный зверобоя (р. Hypericum) (по В. Г. Хржановскому и соавт.)

если тычинки срастаются в несколько групп (рис. 267). Полагают, что морфологическое разнообразие тычинок напрямую связано с особенностями опыления конкретных цветков.

Совокупность тычинок одного цветка называют *андроцеем* (*греч.* andros – мужчина, oikia – дом, жилище).

Плодолистики

Плодолистики являются мегаспорофиллами. В самом примитивном варианте плодолистик представляет собой тонкую пластинку, сложенную вдвое вдоль медианы (срединной линии). Края этой пластинки соприкасаются друг с другом, но при этом еще не срастаются. Однако даже этого достаточно, чтобы между сторонами

сложенной пластинки образовалась полость. Как и у примитивных тычинок, в таком плодолистике имеются три жилки: срединная и две боковые, между которыми на внутренней стороне пластинки располагаются многочисленные семязачатки. Как мы видим, здесь семязачатки уже защищены пусть незамкнутой, но все же полостью, образованной сложенными сторонами пластинчатого плодолистика, т. е. они «прикрыты». Это существенно отличает покрытосеменные от голосеменных, у которых, напомним, семязачатки на мегаспорофилле лежат голо. Кроме того, между краями сложенной пластинки плодолистика на всем протяжении имеются многочисленные железистые волоски, ограничивающие проникновение внутрь полости плодолистика посторонних частиц. Все вместе волоски образуют полоску, которая служит не только целям защиты, но и является местом улавливания пыльцевых зерен при опылении. В результате формируется *рыльцевая область*. Она еще имеет значительную протяженность, но вполне сносно справляется со своей задачей – обеспечивает улавливание пыльцевых зерен, которые прилипают к выделениям волосков. Кроме того, эти выделения благоприятствуют прорастанию у пыльцевых зерен пыльцевых трубок, а многочисленные полоски, идущие от рыльцевой области почти прямо к семязачаткам, обеспечивают их правильную ориентацию. Следовательно, у покрытосеменных пыльцевые зерна попадают не на сам семязачаток, как это происходит у голосеменных, а на специальную рыльцевую область. Сами семязачатки при этом скрыты в полости плодолистика и надежно защищены его стенками.

Столь примитивное строение плодолистика характерно лишь для очень немногих современных цветковых (например, для той же дегенерии фиджийской или тасмании). Согласно эволюционной теории последовательно происходили следующие преобразования (рис. 268). Прежде всего вначале частично, а затем полностью срослись сближенные края пластинки плодолистика, в результате чего образовалась замкнутая полость, внутри

которой находились семязачатки. Параллельно с этим происходило уменьшение протяженности рыльцевой области плодолистика, улавливающей пыльцевые зерна. В итоге сформировалось типичное компактное *рыльце*, расположенное на верхушке плодолистика. Находящаяся под рыльцем часть плодолистика постепенно вытягивалась, и рыльце оказалось приподнятым над нижней частью плодолистика – *завязью*, внутри которой были надежно спрятаны семязачатки. Вытянутая часть плодолистика между завязью и рыльцем называется *столбиком*. При этом если рыльце служит для улавливания пыльцевых зерен, то столбик обеспечивает проведение растущей пыльцевой трубки к расположенным в завязи семязачаткам. Он выражен не у всех цветков, и иногда рыльце бывает сидячим (если столбик не заметен). Таким образом, в типичном случае *плодолистик состоит из трех частей: завязи, столбика и рыльца*.

Если завязь не срастается с окружающими стерильными частями цветка, а возвышается над цветоложем (рис. 269), ее называют верхней (такое строение присуще бобовым, пасленовым и др.). Если происходит полное обрастание завязи элементами околоцветника или цветоложем, что встречается значительно реже, она называется нижней (например, у тыквенных). Между этими двумя крайними вариантами наблюдается огромное количество промежуточных, которые все вместе получили название полунижней завязи (например, у земляники). С точки зрения эволюционной теории, нижняя завязь считается более прогрессивной, поскольку в ней

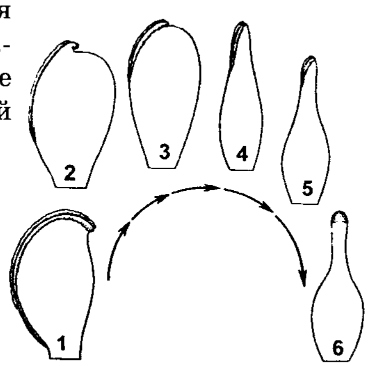


Рис. 268. *Стадии эволюции плодолистика:*
(1 – 6) от примитивного кондупликатного плодолистика типа дегенерии фиджийской (Degeneria vitiensis) (1) до специализированного типа с резко дифференцированным столбиком и головчатым рыльцем (6) (по А. Л. Тахтаджяну)

семязачатки, кроме стенок завязи, имеют еще дополнительный защитный покров.

Иногда плодолистики называют *карпеллами* (*греч.* karpos – плод), указывая на то, что из них впоследствии разовьется плод. Другое название (сугубо русское) – *пестик*, но его чаще употребляют, характеризуя все плодолистики одного цветка. Однако правильнее всего называть всю совокупность плодолистиков, находящихся в одном цветке *гинецеем* (*греч.* gyne – женщина и oikia – дом), чему в дальнейшем будем следовать и мы.

В зависимости от того, насколько тесно связаны плодолистики между собой, различные типы гинецеев принято подразделять на две большие группы: *апокарпный*, если все плодолистики свободны, и *ценокарпный* (*греч.* koios – общий, karpos – плод), если происходит сращивание боковых стенок соседних плодолистиков (рис. 270). Апокарпный (*греч.* apo означает отделение от чего-то и karpos – плод) гинецей состоит из различного количества свободных плодолистиков, при этом

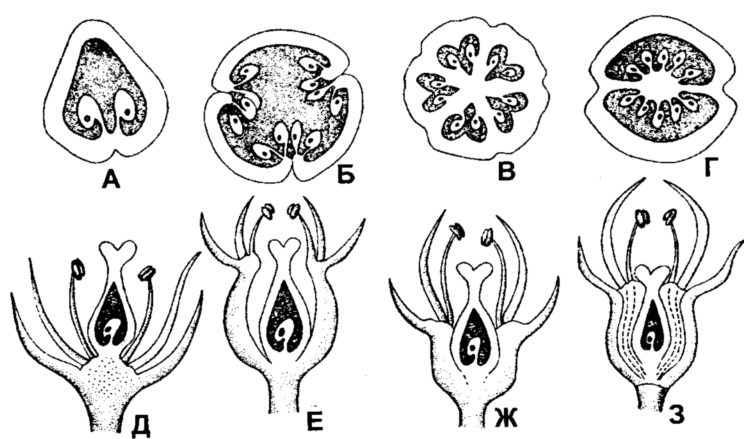


Рис. 269. *Различные типы завязи в цветке:*
А – одноплодолистиковая одногнездная многосемянная завязь; Б – трехплодолистиковая одногнездная многосемянная завязь; В – пятиплодолистиковая пятигнездная многосемянная завязь; Г – двухплодолистиковая двухгнездная многосемянная завязь; Д – завязь верхняя, цветоложе выпуклое, околоцветник подпестичный, свободный; Е – завязь верхняя, погружена в вогнутое цветоложе, сросшееся с чашечкой; Ж – завязь полунижняя; З – завязь нижняя, околоцветник надпестичный (по В.Х. Тутаюк, с изменениями)

каждый из них имеет самостоятельную завязь, столбик и рыльце. Такой тип считается более примитивным, он характерен для магнолиевых, некоторых лютиковых, розовых, бобовых и некоторых других.

В более прогрессивном ценокарпном (*греч.* koios – общий, karpos – плод) гинецее происходит срастание плодолистиков с образованием общей завязи, но столбики отдельных плодолистиков при этом могут оставаться свободными или также срастаются. В зависимости от степени срастания плодолистиков выделяют три типа ценокарпного гинецея: *синкарпный*, *паракарпный* и *лизикарпный* (рис. 271).

Синкарпный (*греч.* syn – вместе) гинецей образуется в результате срастания боковых стенок плодолистиков, причем каждый из них сохраняет целостность своей полости. Число гнезд при этом соответствует числу плодолистиков. Семязачатки у них располагаются вдоль швов по брюшной стороне плодолистика, занимая угловое положение, поэтому такой тип плацентации (плацентой называют место соединения семязачатка с плодолистиком) также называется *угловым*. Описанный тип гинецея свойствен некоторым двудольным (например, яблоневым) и большинству однодольным. .

Паракарпный (*греч.* para – возле, при) гинецей характеризуется наличием общей для всех плодолистиков полости. Это достигается за счет расхождения швов

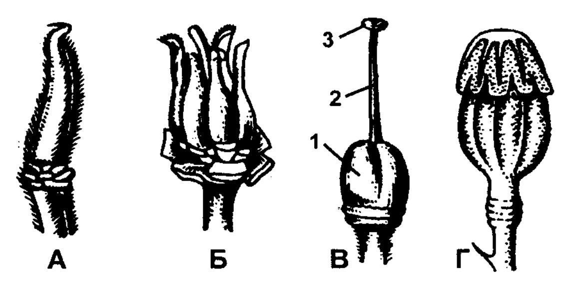


Рис. 270. *Типы гинецеев:*
А – одночленный – у сокирки (Consolida regalis); Б – многочленный апокарпный – у сусака (p. Butomus); В, Г – многочленный ценокарпный [В – махорка (Nicotiana rustica): 1 – завязь; 2 – столбик; 3 – рыльце; Г – мак (Papaver somniferum)](по В. Г. Хржановскому и соавт.)

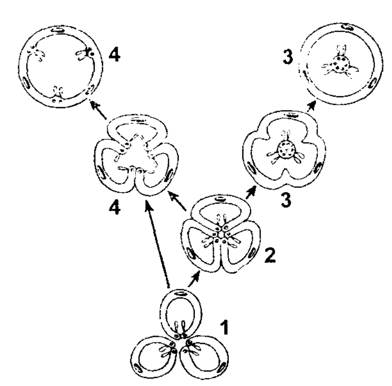


Рис. 271. *Схема эволюции основных типов гинецея. Апокарпный гинецей дает начало синкарпному, от которого, в свою очередь, происходят паракарпный и лизикарпный. Паракарпный и лизикарпный типы изображены в двух стадиях эволюции, что дает представление о двух разных путях их происхождения от исходного синкарпного типа. Во многих случаях паракарпный гинецей происходит непосредственно от апокарпного: 1 – апокарпный; 2 – синкарпный; 3 – лизикарпный; 4 – паракарпный (по А. Л. Тахтаджяну)*

плодолистиков, но при этом они сохраняют между собой связь. Поскольку края плодолистиков расходятся, семязачатки также занимают не центральное, а пристеночное положение, соответственно и плацентация называется *пристенной*, или *париетальной*. Вне зависимости от числа плодолистиков паракарпный гинецей всегда одногнездный, поскольку образуется одна полость, общая для всех плодолистиков, но в этом случае происходит разрастание и ветвление плацент. Срастаясь между собой, плаценты могут образовывать ложные гнезда (например, у арбуза). Такой тип гинецея очень широко распространен среди различных покрытосеменных.

Лизикарпный (*греч.* lysis – растворение) гинецей возникает в результате растворения боковых стенок плодолистиков. Поэтому этот тип также является одногнездным. Но при разрушении боковых стенок остаются нетронутыми несущие семязачатки краевые части плодолистиков. Они не расходятся, а остаются сросшимися между собой, формируя центральную колонку с семязачатками. Следовательно, такой тип плацентации семязачатков называется *колончатым*, или *свободным центральным*. Этот тип гинецея встречается у относительно небольшого числа двудольных (например, у первоцветных).

Нектарники

Нектарники представляют собой особые железки, продуцирующие жидкие секреты с очень высоким

содержанием растворимых сахаров – *нектар*. Этому термину, обозначающему в греческой мифологии напиток богов, ботаники обязаны **К. Линнею**, который ввел его еще в 1753 г. Основная задача нектара – привлекать питающихся им опылителей, поэтому нектарники особенно хорошо развиты у энтомофильных (насекомоопыляемых) растений. При этом следует отметить, что цветки многих покрытосеменных опыляют не насекомые, а теплокровные позвоночные – птицы (колибри, цветочницы, нектарницы и другие), летучие мыши и даже некоторые нелетающие млекопитающие (грызуны, мелкие сумчатые). Нектарники могут возникать в качестве вполне самостоятельных структур, но нередко они представляют собой видоизменение какой-либо части цветка. Нектарники лучше всего развиты у двудольных. У однодольных они обычно представлены участками железистой эпидермы, которые в распустившихся цветках располагаются в области срастания плодолистиков.

У двудольных нектарники также развиваются из эпидермальных или подлежащих субэпидермальных клеток цветоложа, элементов околоцветника, тычинок или завязи. Морфологическое строение нектарников очень разнообразно, они могут представлять собой волоски (нектарники-эмергенцы), углубления (медовые ямки) или различной формы утолщения (рис. 272, см. рис. 51). Полагают, что самыми примитивными являются растения с многочисленными нектарниками, расположенными на элементах околоцветника (значительно чаще они встречаются на лепестках венчика). Более прогрессивным считается нектарник в виде сплошного кольца, окружающего завязь, и, наконец, самыми прогрессивными являются нектарники, расположенные непосредственно на завязи или столбике плодолистиков.

Химический состав нектара может быть очень сложным. Он представляет собой водный раствор многочисленных органических и неорганических соединений, среди которых преобладают низкомолекулярные сахара. У разных растений в нектаре могут преобладать фруктоза, глюкоза или сахароза. Кроме них, всегда

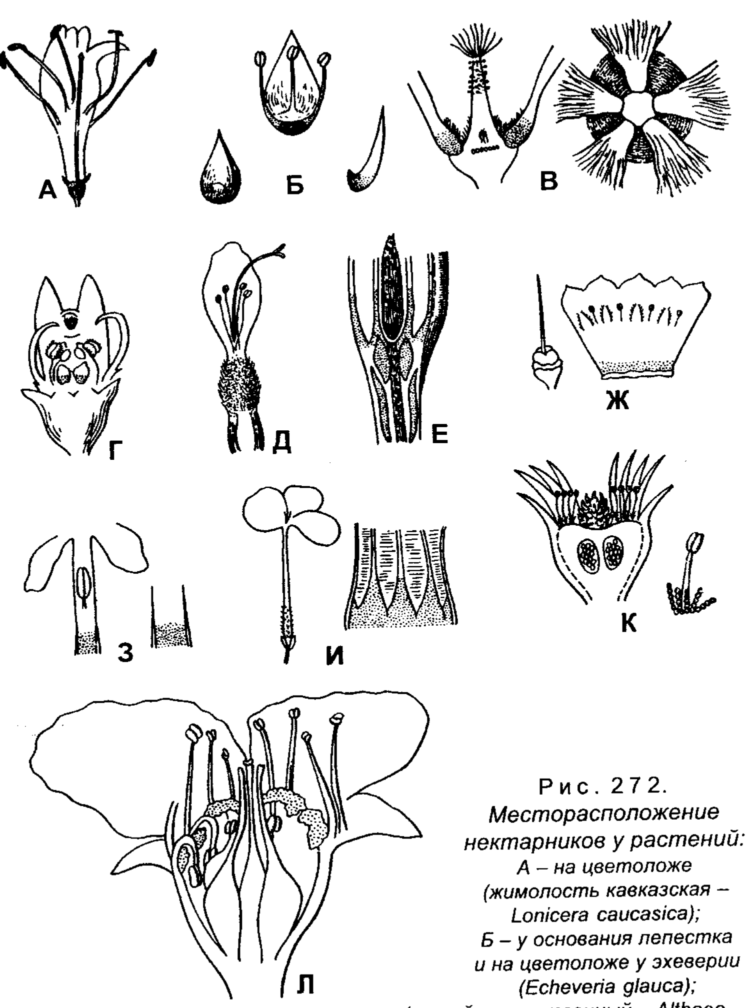


Рис. 272. *Месторасположение нектарников у растений:* А – на цветоложе (жимолость кавказская – *Lonicera caucasica*); Б – у основания лепестка и на цветоложе у эхеверии (*Echeveria glauca*); В – у основания лепестка и волосков (алтей лекарственный – *Althaea officinalis*); Г – у основания тычиночных нитей и на верхушке завязи (обойник греческий – *Periploca graeca*); Д – в волосках, покрывающих завязь (зопник кавказский – *Phlomis caucasica*); Е – у основания цветка – под завязью (бугенвиллея – *Bouganvillea glabra*); Ж – у основания трубочки венчика (окопник жесткий – *Symphytum asperum*); З, И – жасмин лекарственный (*Jasminum officinale*), плюмбаго (*Plumbago*) – у основания тычиночных нитей, сросшихся с трубочкой венчика; К – в волосках, расположенных у основания тычиночных нитей (мезембриантемум – *Mesembryanthmum coccineum*); Л – по краю цветоложа (спирея зверобоелистная – *Spiraea hypericifolia*). На рисунках нектароносная ткань покрыта точечками (по В.Х. Тутаюк, с изменениями)

присутствуют различные аминокислоты, белки и определенные биологически активные вещества, стимулирующие процессы оплодотворения и развития семени.

Количество выделяемого нектара в одном цветке у разных покрытосеменных широко варьирует от микроскопического до многих десятков миллиграмм. Понятно, что цветки растений с высоким содержанием нектара привлекают много насекомых-опылителей и особенно медоносных пчел, за что эти растения по праву принято называть медоносными.

Большинство цветков одновременно имеют как тычинки, так и плодолистики, поэтому их называют обоеполыми. Но существует множество видов, в цветках которых можно обнаружить или только тычинки, или только плодолистики. Первые из них принято называть мужскими, а вторые женскими. Следует отметить изначальную некорректность этих терминов, поскольку и тычинки, и плодолистики представляют собой структуры спорофита – бесполого поколения, которое размножается спорами. Но традиционно эти обозначения сохранились, и мы также будем их употреблять.

У некоторых покрытосеменных на одном растении могут одновременно или последовательно развиваться как мужские, так и женские цветки. Такие формы называют однодомными, потому что все происходит как бы «под одной крышей» (например, огурец). У других же на одной особи формируются цветки только одного пола, и в соответствии с этим показателем отдельные экземпляры делят на мужские и женские, а вид в целом называют двудомным. При этом мужские экземпляры могут в значительной мере отличаться от женских не только по строению цветка, но и по целому ряду других показателей (например, конопля, тополь, ива и другие).

Расположение частей цветка

Как мы уже говорили, цветок представляет собой видоизмененный побег. Сильное укорочение междоузлий привело к соответственному сближению расположенных

на цветке органов. В результате различные однотипные части цветка могут располагаться в нем в виде плотной спирали. Такое расположение представляет собой наиболее архаичный вариант. Гораздо более прогрессивными считаются цветки с круговым (или циклическим) расположением органов. В них однотипные части образуют несколько (четыре-пять) кругов или мутовок. При этом два наружных круга составляет околоцветник, следующие два круга – тычинки, последний круг – плодолистики. Между этими двумя крайними вариантами (спиральное и циклическое расположение) можно обнаружить немало промежуточных. В таких случаях расположение частей цветка называют полумутовчатым (спироциклическим или гемициклическим). Этот вариант особенно интересен ботаникам, поскольку позволяет проследить последовательность преобразований при переходе от спирального расположения к циклическому. Выявлено, что перестраивание начинается либо с элементов околоцветника, либо с плодолистиков, тогда как тычинки последними принимают круговое расположение.

Симметрия цветка

Вокруг продольной оси большинства цветков можно провести несколько плоскостей, каждая из которых разделит этот цветок на равные половины с одинаковым набором однотипных органов. Такие цветки называются *актиноморфными* (*греч.* aktis, aktinos – луч, morphe – форма), или *правильными* (подобный тип симметрии в животном мире носит название радиально-симметричного). Однако у многих покрытосеменных приспособительные адаптации привели к тому, что относительно продольной оси стало возможным провести лишь одну плоскость, делящую цветок на две равные половины (см. рис. 262). Такой цветок будет называться *зигоморфным* (*греч.* zeugos – пара, morphe – форма), или *неправильным* (у животных аналогичный тип именуется билатерально-симметричным). Наконец можно встретить цветки, которые невозможно разделить даже

на две равные половины. Это *ассиметричные* цветки (рис. 373).



Рис. 273. *Асимметричный венчик цветка каштана конского павиа (Aesculus pavia) (по В. Г. Хржановскому и соавт.)*

Формула и диаграмма цветка

Лаконичную и компактную характеристику морфологических признаков цветка можно дать посредством соответствующей формулы и диаграммы. *Формула цветка* представляет собой краткую запись, в которой в зашифрованной форме обозначены все части цветка, а также указаны их численность и особенности. Обычно вначале указывают пол цветка. Если в нем имеются только тычинки, но нет плодолистиков, то он обозначается как мужской – ♂ (стрела Марса), или тычиночный, если, наоборот, имеются только плодолистики – женский – ♀ (зеркало Венеры), или пестичный. Обоеполые (гермафродитные) цветки, имеющие как тычинки, так и плодолистики, либо не указываются вообще, либо обозначаются совмещенным значком – ⚥.

После указания пола цветка обозначается тип его симметрии. Если цветок имеет радиальную симметрию, т.е. вокруг его продольной оси можно провести неограниченное количество плоскостей и каждая из них делит цветок на две равные половины, то он обозначается звездочкой – ✳ или знаком плюс, заключенным в кружочек – ⊕. Такой цветок в ботанике называется *актиноморфным*, или правильным, как, например, у розы или тюльпана. Билатерально-симметричный цветок (т. е. такой, вокруг продольной оси которого можно провести лишь одну плоскость, делящую цветок на две равные половины) обозначается вертикальной или косой стрелкой – ↑ или вертикальной линией с точками по обеим сторонам – ·|·. Билатерально-симметричный цветок называется *зигоморфным*, он имеется, например, у гороха. Наконец у некоторых растений цветки асимметричные,

т. е. вокруг продольной оси у них вообще нельзя провести ни одной плоскости, которая делила бы цветок на две равные половины. Асимметричный цветок обозначается зигзагообразной стрелкой – ↯.

Затем в формуле указываются отдельные части (члены) цветка. Для обозначения каждого такого члена используются буквенные символы, соответствующие их латинскому звучанию. Количество одноименных членов выражается в цифрах, если их не более 12, а если их количество превышает 12 или не постоянно, то знаком бесконечность – ∞. Поскольку члены цветка нередко срастаются между собой, то в этом случае цифру, обозначающую их численность, помещают в скобки, например, (5). Если срастаются не все одноименные члены, то сросшиеся помещаются в скобки, а свободные – вне: например, (3) + 2 указывает, что три члена сросшиеся, два несросшиеся. Кроме того, бывает, что одноименные члены цветка, например тычинки, имеют разную длину. Это также находит отражение в формуле – более длинные части выделяются размером обозначающих их цифр: например, запись $_{2+3}$ говорит, что два члена имеют бóльшую длину, чем три другие.

Чашечка обозначается *Ca* (Calyx), венчик – *Co* (Corolla), простой околоцветник – (Perigonium), андроцей – (Androeceum), гинецей – (Gynoeceum). Если одноименные члены цветка располагаются несколькими кругами, то последовательно записывают количество их в каждом круге, соединяя знаком +, например P_{3+3}. Кроме того, характеризуя завязь, необходимо показать, является ли она верхней или нижней. Для этого над (если завязь нижняя) или под (если завязь верхняя) цифрой, показывающей количество плодолистиков в гинецее, ставится черточка. В качестве примера приведем формулу цветка обычного растения средней полосы России *яснотки белой (Lamium album)* – $Ca_{(5)}Co_{(2+3)}A_{2+2}G_{\underline{(2)}}$ (рис. 274). Это говорит о том, что цветок у яснотки зигоморфный, имеет сложный околоцветник, состоящий из пяти сросшихся чашелистиков и такого же количества лепестков венчика, расположенных в два

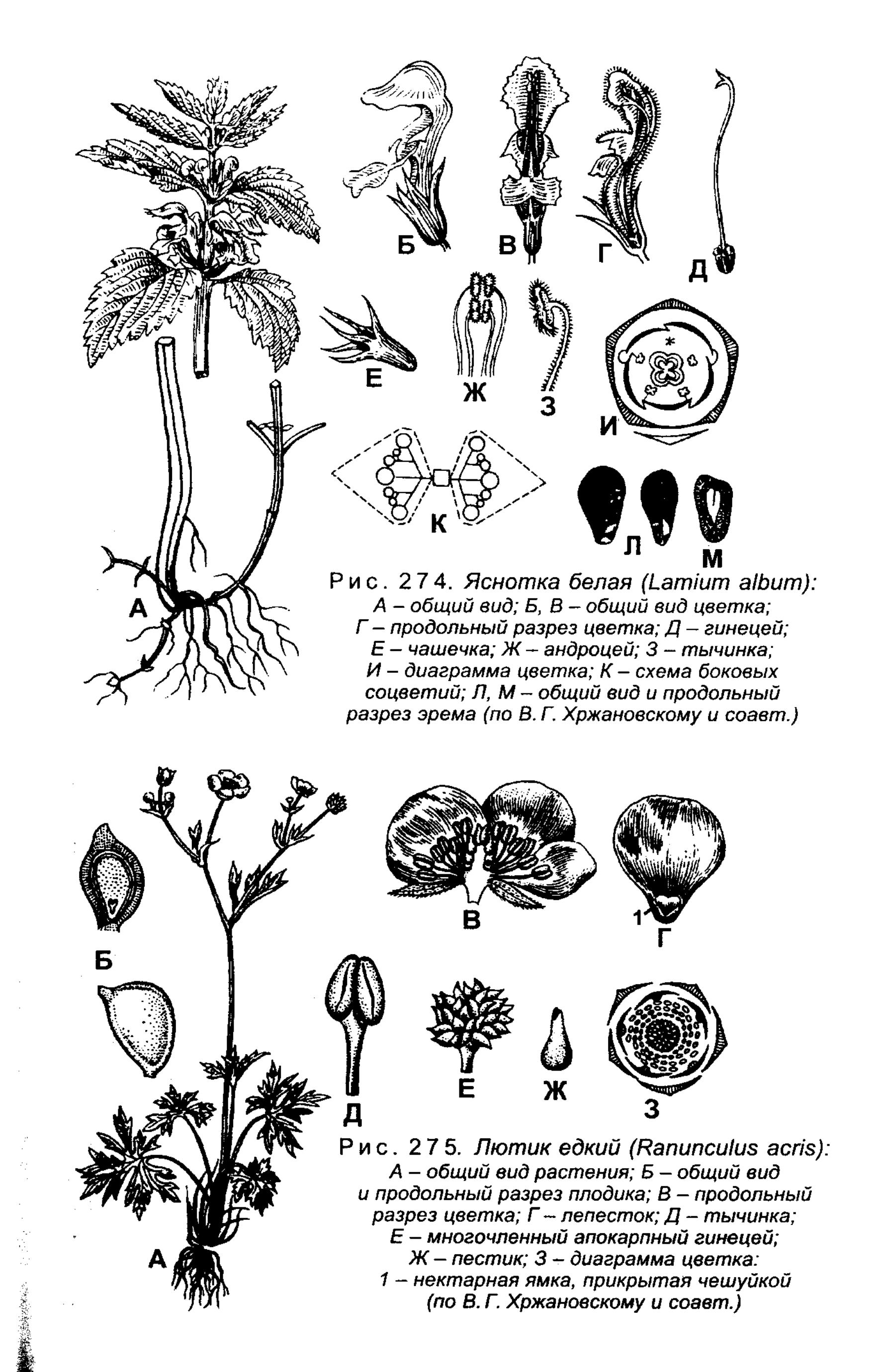


Рис. 274. *Яснотка белая (Lamium album):*
А – общий вид; Б, В – общий вид цветка; Г – продольный разрез цветка; Д – гинецей; Е – чашечка; Ж – андроцей; З – тычинка; И – диаграмма цветка; К – схема боковых соцветий; Л, М – общий вид и продольный разрез эрема (по В. Г. Хржановскому и соавт.)

Рис. 275. *Лютик едкий (Ranunculus acris):*
А – общий вид растения; Б – общий вид и продольный разрез плодика; В – продольный разрез цветка; Г – лепесток; Д – тычинка; Е – многочленный апокарпный гинецей; Ж – пестик; З – диаграмма цветка: 1 – нектарная ямка, прикрытая чешуйкой (по В. Г. Хржановскому и соавт.)

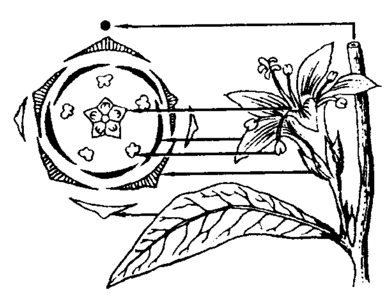


Рис. 276. *Построение диаграммы цветка (по В. Г. Хржановскому и соавт.)*

круга, причем лепестки также сросшиеся. Андроцей состоит из двух тычинок, причем две их них выделяются большей длиной. Гинецей образован двумя сросшимися плодолистиками, завязь – верхняя. Несколько иной будет формула цветка лютика едкого: $\ast Ca_5 Co_5 A_\infty G_{\underline{\infty}}$, т. е. цветок обоеполый, актиноморфный со сложным околоцветником, состоящим из пяти свободных чашелистиков и такого же количества свободных лепестков. Тычинок и плодолистиков много, завязь верхняя (рис. 275).

Другим типом схематического обозначения цветка является диаграмма, которая представляет собой проекцию поперечного разреза цветка. Диаграмма не менее, а часто даже более информативна, нежели формула, поскольку более четко и зримо показывает взаимное расположение в цветке всех его членов. Ось соцветия в диаграмме обозначают маленьким кружком сверху, а кроющий лист – серповидной дугой с килем внизу. У верхушечных цветков ось не обозначают. Так же, как и кроющий лист, обозначают прицветники и чашелистики, а лепестки венчика – серповидными дугами, но без киля. Символом тычинок в диаграмме является фигура, напоминающая пыльник, а плодолистика – завязь (кроме того, в завязи могут быть обозначены семязачатки). Сросшиеся члены в диаграмме объединяются общими линиями (рис. 276). В качестве примера приведем диаграммы цветков нескольких покрытосеменных (см. рис. 274-И, 275-З).

Развитие цветка, цветение

Развитие у покрытосеменных растений генеративных органов представляет собой очень сложный и многоступенчатый процесс. На начальных этапах развития у молодого растения образуются только вегетативные почки,

и лишь по достижении зрелости начинают формироваться почки, в которых вместо листовых примордиев закладываются части цветка. После этого цветок развивается и распускается, т.е. растение приступает к *цветению*. Переход от чисто вегетативной фазы развития к цветению осуществляется через две фазы: *индукция* и *эвокация*.

Индукция представляет собой первую фазу подготовки растения к цветению. Наступление этой фазы возможно лишь по мере достижения растением определенного возраста. Наряду с этим растение в фазе индукции восприимчиво к внешним воздействиям абиотических факторов: температуре и продолжительности дня. Реакция растительного организма на эти факторы называется *яровизацией* и *фотопериодизмом* соответственно.

Яровизация – протекает в растениях при воздействии на них низких температур. Эти процессы идут в молодых органах (апексы стебля, молодые листья), поэтому для яровизации необходимо наличие деятельных меристем. Однако, несмотря на необходимость делящихся клеток, ростовые процессы в период яровизации идут очень медленно, практически незаметно.

У разных растений яровизация протекает неодинаково. Некоторые могут зацветать без предварительного воздействия низких температур, такие растения называются *яровыми*. Для цветения других растений яровизация необходима, поэтому они называются *озимыми*. У части из них цветение может произойти и без низких температур, но холод значительно ускоряет ее наступление (это количественная реакция). Для других предварительное охлаждение совершенно необходимо и без него цветение вообще не наступает (качественная реакция). Например, цветоводы, которые выращивают цветы в оранжереях, знают, что, если луковицы весенних цветов – тюльпана, нарцисса или крокуса – не выдержать на холоде, они не зацветут. Примером озимых и яровых растений могут служить различные сорта чеснока. Озимые сорта высаживают осенью в грунт, и там они прорастают, но под воздействием осеннего холода рост приостанавливается

до весны и с наступлением тепла возобновляется. Такой чеснок нельзя хранить зимой, поскольку он обязательно прорастет. Яровой чеснок можно хранить зимой, и он не прорастет. Когда его высаживают весной в грунт, он быстро прорастает и зацветает. То же самое относится к озимым и яровым сортам пшеницы.

Продолжительность яровизации также неодинакова, в среднем она длится около одного – трех месяцев. Для холодостойких растений температура должна быть в пределах 0° – +7°С, причем более низкие температуры могут привести к гибели растений. Например, озимые зерновые прорастают осенью и прекращают рост до весны, при этом они должны находиться под снежным покровом. В случае малоснежной морозной зимы наклюнувшиеся семена вымерзают. Теплолюбивые растения в период яровизации нуждаются в более высоких температурах – +10 – +13°С.

Ф о т о п е р и о д и з м представляет собой реакцию растений на длину светового дня, т. е. *фотопериода*. Эти термины были предложены американскими учеными **У. Гарнером** и **Г.А. Аллардом** (1920). В зависимости от направления внутренней реакции на продолжительность фотопериода организмы делят на *длиннодневные* и *короткодневные*. Длиннодневные растения (или растения длинного дня) зацветают только при большой продолжительности светового дня (к ним относятся все растения, цветущие летом, например рожь, пшеница, ячмень, укроп и др.). Короткодневные растения (растения короткого дня), напротив, зацветают при уменьшении времени суточного освещения. Такими растениями являются все осенние цветы, например хризантемы, а также рис, конопля, соя и др. Наряду с растениями, демонстрирующими выраженную реакцию на конкретный фотопериод, существуют также те, для которых необходимо чередование различных фотопериодов. Это *длинно-короткодневные* и *коротко-длиннодневные* растения. Наконец есть растения, для которых продолжительность суточного освещения вообще не играет никакой роли и они прекрасно цветут в любое время года

(например, гранат, на котором цветки образуются и весной, и летом, и осенью). Такие растения являются *нейтральными* – по отношению к длине дня у них переход к зацветанию не связан со световыми сигналами и стимулируется только эндогенными (внутренними) факторами.

Фотопериодизм (так же, как и яровизация) представляет собой замечательные адаптации, которые позволяют растению приспособиться к абиотическим факторам конкретной географо-климатической области. За счет этих качеств организм может переждать неблагоприятные условия, а при наступлении благоприятных – зацвести и дать семена.

Кроме того, фотопериодизм важен тем, что в его ходе образуются вещества, которые стимулируют цветение. Эти вещества изучены недостаточно и в своей совокупности называются *флоральным стимулом*, или *стимулятором цветения*. Известно, что стимулятор цветения образуется на свету в листьях, причем наиболее продуктивными являются те листья, которые недавно перестали расти. По мнению исследователей, процесс образования стимулятора запускается при химическом изменении молекулы *фитохрома* под воздействием света. Об этом следует рассказать подробнее.

Одним из отличий растительного организма от животного является отсутствие у растений морфологически выраженных органов чувств. Однако раздражимость, как общая функция живого, растениям все же присуща. Изменения окружающей среды у них воспринимаются рецепторами, расположенными в различных структурах клетки (главным образом, в мембранах), с помощью которых растения способны определять химические, механические и световые раздражения. Восприятие световых сигналов обеспечивают молекулы фитохромов и флавопротеидов.

Следует отметить, что фоторецепция и фотосинтез – совершенно разные процессы, и их не нужно путать! Фотосинтетические пигменты, воспринимая свет, возбуждаются и передают высокоэнергетичный электрон, который дает энергию для построения органических

веществ. Тогда как фоторецепторы воспринимают свет как внешний сигнал для того, чтобы изменить направленность внутренних процессов (например, перевести растение с наращивания вегетативной массы на формирование генеративных органов).

Фитохромы были открыты американскими учеными **Х. Бортвиком** и **С. Хендриксом**, изучавшими условия прорастания семян салата. Они выяснили, что прорастание стимулируется синим и красным светом (660 нм), но подавляется дальним (длинноволновым) красным светом (730 нм). Из проростков семян, которые вообще не освещались (такие проростки называются этиолированными – *франц.* etioler – делать хилым), исследователи сумели выделить рецепторный белок, которым оказался фитохром. Молекула фитохрома имеет сложное строение. Она состоит из белковой части, включающей в себя две субъединицы (напоминаем, что молекулы белка, состоящие из двух и более полипептидных цепей, имеют четвертичную структуру), и небелковой части – хромофора. Химическое строение хромофора позволяет отнести его к фикобилинам (более подробно о них рассказано в разделе, посвященном фотосинтетическим пигментам).

Фитохром синтезируется в различных частях растения (главным образом, в меристемах корня и побега) в неактивной форме, такой фитохром обозначается как $Ф_{660}$. При кратковременном воздействии коротковолнового красного света происходит активация фитохрома и он переходит в форму $Ф_{730}$ (рис. 277). Однако если растение осветить дальним (длинноволновым) красным светом или поместить в темноту на несколько часов (от четырех часов до суток), $Ф_{730}$ дезактивируется и вернется в неактивное состояние $Ф_{660}$ или разрушится (рис. 278).

Неактивный фитохром ($Ф_{660}$) можно обнаружить в любой части растительной клетки (кроме вакуолей и ядра), но после активации $Ф_{730}$ фиксируется на мембранах, прежде всего на плазматической мембране. В настоящее время ученые не могут четко объяснить механизм внутреннего действия фитохрома. Возможно, он изменяет активность ферментов или проницаемость

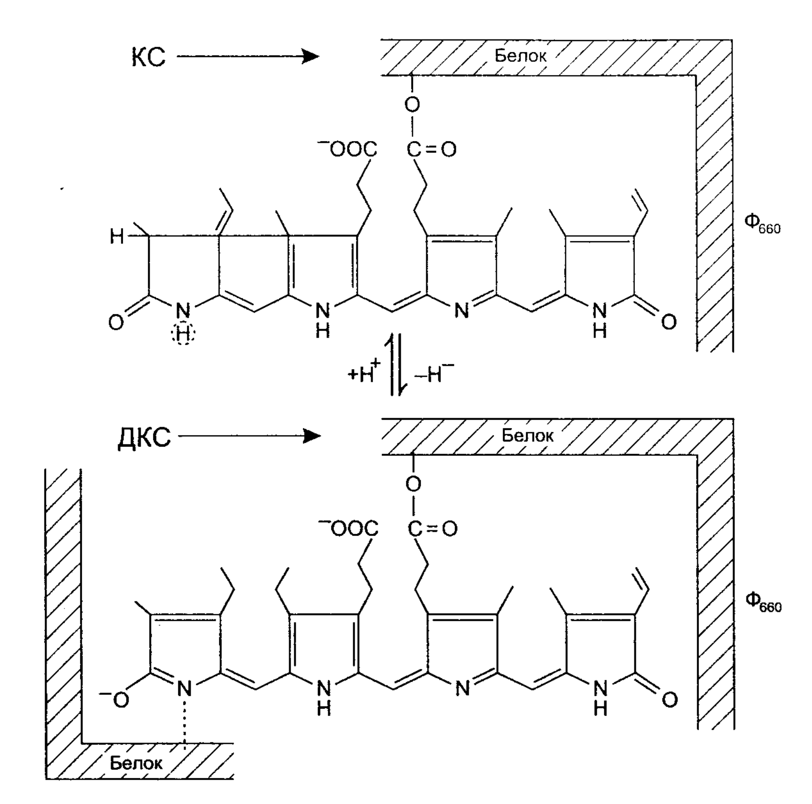


Рис. 277. *Конформационные переходы фитохрома при облучении тканей красным (КС) или дальним красным (ДКС) светом (по А. Гэлстону и соавт.)*

мембран, а может быть, фитохром оказывает воздействие на синтез различных информационных РНК в ядре. Участие фитохрома в восприятии фотопериодического воздействия также не совсем ясно. Возможно, различная продолжительность освещения влияет на соотношения синтезируемого, активируемого и разрушающегося фитохрома, что, в свою очередь, запускает пока неизвестные внутренние процессы.

Эвокация (*лат.* evocatio – вызывание) представляет собой вторую (после фазы индукции) фазу инициации цветения, в ходе которой инициируется закладка зачатков цветка. Для наступления эвокации необходимо

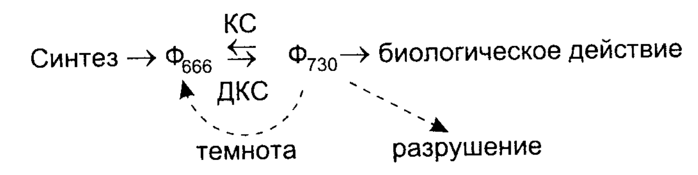


Рис. 278. *Схема обращения фитохрома (по В.В. Полевому)*

поступление в апикальные меристемы инициирующих веществ, известных как флоральный стимул. Эти вещества синтезируются в листьях после восприятия фитохромом светового сигнала. Природа флорального стимула также еще не выяснена до конца, но, как обычно, существует немало гипотез.

По мнению **М.Х. Чайлахяна** (1958), этот стимул имеет бикомпонентную природу и включает в себя гибереллины и антезины. При этом гибереллины стимулируют рост цветоносов, антезины – заложение цветков, а совместное воздействие обоих компонентов вызывает зацветание растения (рис. 279).

Однако **Ж. Бернье, Ж.-М. Кине** и **Р. Сакс** (1985) считают, что эвокация представляет собой очень сложный и многокомпонентный процесс, в котором участвуют многие части растения (причем у разных видов они могут быть неодинаковыми). И каждый из таких процессов контролируется определенными веществами.

Если факторы окружающей среды не благоприятствуют цветению или продолжительность светового дня не соответствует особенностям данного растения, в его листьях синтезируются *ингибиторы цветения*.

Развитие цветка начинается после того, как под действием флорального стимула в клетках апикальной меристемы активизируются гены, контролирующие заложение зачатков частей цветка вместо листовых примордиев. Этот процесс идет в определенной последовательности. Вначале формируются зачатки чашелистиков, затем лепестков, тычинок и последними закладываются плодолистики. Рост тычинок (точнее, тычиночных нитей) первоначально осуществляется только за счет апикальных

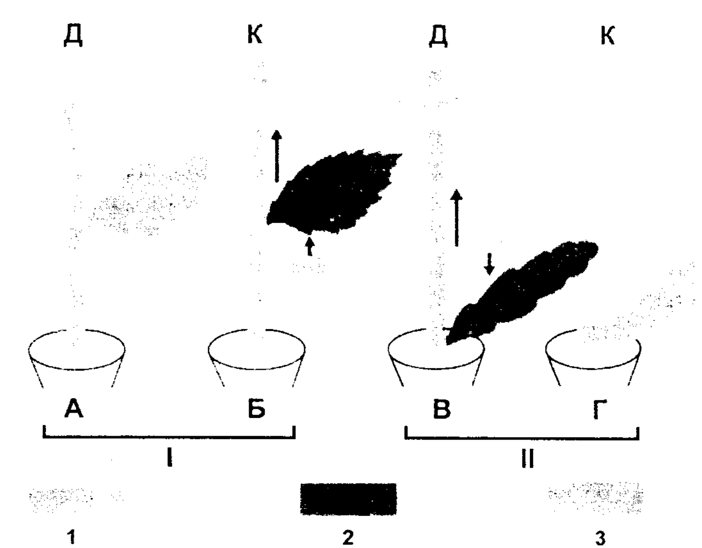


Рис. 279. *Бикомпонентная гормональная система и механизмы регуляции цветения:*
Д – растения на длинном дне; К – на коротком дне; I – короткодневный вид – перилла красная; II – длиннодневный вид – рудбекия двуцветная; А – ГА; Б – ГА + Ан; В – Ан + ГА; Г – Ан; 1 – гиббереллины (ГА); 2 – гиббереллины + антезины; 3 – антезины (Ан) (по М.Х. Чайлахян)

меристем зачатка, а затем включаются интеркалярные меристемы. Если закладывается несколько плодолистиков (напоминаем, что среди покрытосеменных есть формы, у которых гинецей состоит из одного плодолистика, например протейные, большинство бобовых и др., или из нескольких – большинство цветковых), то они вначале имеют форму подковы. В процессе дальнейшего роста зачатки срастаются краями (у растений с ценокарпным гинецеем) или же остаются свободными (у растений с апокарпным гинецеем). Затем на внутренней поверхности развивающегося плодолистика закладываются зачатки семязачатков, в которых формируются покровы (интегументы) и мегаспорангий (нуцеллус). Спорогенез и развитие гаметофитов будут описаны ниже.

Цветение у разных видов растений наступает в определенном возрасте и в разное время года. Однолетние растения, как это следует из названия, зацветают

в первый (и единственный) год жизни, двулетние – обычно на второй, а многолетние травы – на второй, третий, четвертый годы и позднее, в соответствии с видовой принадлежностью и внешними факторами.

У древесных форм первое цветение наступает позже. Раньше всех это происходит у культурных сортов персика и черешни (третий год). Большое влияние оказывают условия окружающей среды. Например, в южных широтах произрастающий на открытом месте дуб впервые зацветает в 7 – 12 лет, тогда как на севере – в 20 – 25 лет. Дубы, растущие в лесу, цветут в первый раз еще позже – в 80 – 100 лет.

В теплом климате цветение начинается раньше, чем в холодном. Продолжительность цветения у разных растений также неодинакова. При этом выделяют периоды начала цветения (раскрываются отдельные первые цветы), полного цветения (когда распускается основная масса цветков) и окончания цветения (когда большинство цветков уже завершили цветение, но отдельные цветки еще распускаются). У некоторых растений цветки способны распускаться и закрываться несколько раз, в зависимости от внешних факторов (например, погоды, времени суток и др.). Большое значение для времени распускания цветка имеет способ опыления. Например, растения, опыляемые ночными насекомыми, распускаются с наступлением темноты.

У многих растений, произрастающих в относительно стабильных условиях, сезон цветения отсутствует вообще, и они способны закладывать цветки и цвести в течение всего года. У таких растений – их называют *ремонтантными* (*франц.* remontant – способный к многократному цветению) (например, кофе, цитрусовые и др.) – одновременно могут закладываться и распускаться цветки и развиваться плоды.

Микроспорогенез

Формирование пыльника начинается на самых ранних этапах развития тычинки. Вначале выделяется

эпидерма, которую образуют наружные клетки бугорка пыльника. Клетки, расположенные под эпидермой, продолжают активно делиться, причем в плоскости, параллельной поверхности. У подавляющего большинства цветковых в пыльнике образуется четыре микроспорангия (рис. 280). Они возникают из четырех обособившихся групп быстро делящихся клеток, расположенных вблизи эпидермы пыльника. По мере продолжения делений в каждой из таких групп дифференцируются наружные клетки, которые останутся стерильными и сформируют стенку микроспорангия, а также внутренние – предшественники микроспороцитов (рис. 281).

В процессе развития оболочка микроспорангия разделяется на три слоя. Самый наружный из них

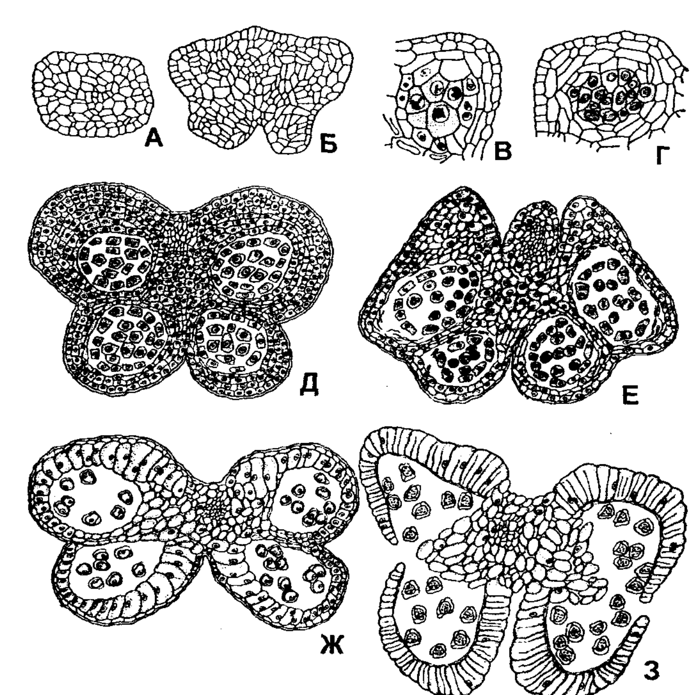


Рис. 280. *Развитие пыльника:*
А, Б – начало развития пыльника; В, Г – формирование археспориальной ткани; Д, Е – формирование пыльцевых зерен в пыльцевых гнездах; Ж, З – формирование фиброзного слоя (А – Г – по Магешвари; Д – З – по Полуниной)

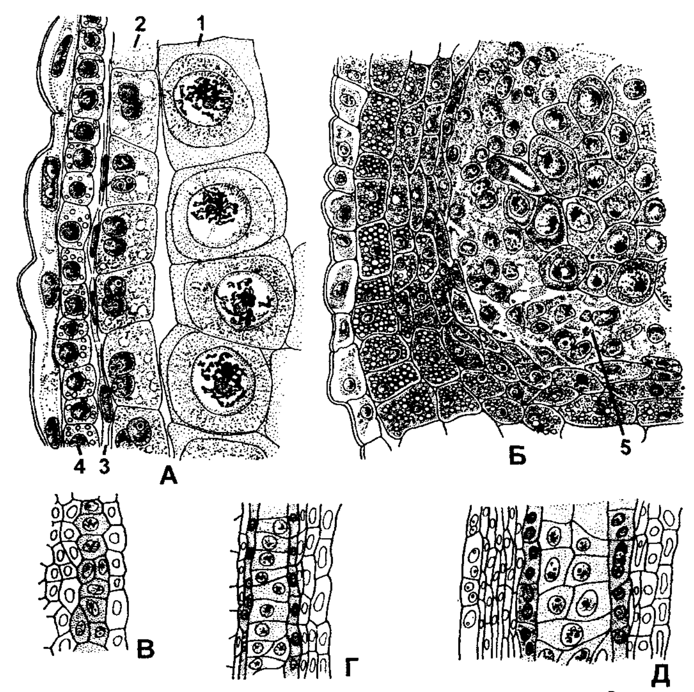


Рис. 281. *Строение стенки пыльцевого гнезда:*
А – продольный срез пыльцевого гнезда пшеницы с четырехслойной стенкой. Материнские клетки микроспор с ядрами в профазе мейотического деления (1), секреторный тапетум (2) с двуядерными клетками, средний слой (3) дегенерирует, в фиброзном слое (4) еще не образовались лентовидные утолщения, Б – поперечный срез пыльцевого гнезда лилии. Стенка пыльцевого гнезда многослойная, тапетум образует периплазмодий (5); В – Д – формирование материнских клеток пыльцы и тапетума (А, Б – по Лодкиной; В – Д – по Моррелю)

(эндотеций) образуют клетки с фибриллярными утолщениями оболочки, ориентированные к эпидерме. Эта особенность в последующем способствует раскрытию созревшего микроспорангия. Средний слой стенки формируют относительно тонкостенные клетки, и этот слой часто разрушается по мере развития микроспорангия. Наиболее интересным представляется внутренний выстилающий слой стенки, или *тапетум*. Его образуют два слоя клеток. Снаружи располагаются вытянутые вдоль поверхности клетки постенного слоя. Клетки внутреннего слоя более крупные, кубической формы, многоядерные.

Тапетум активно участвует в процессах микроспорогенеза. Он синтезирует и выделяет нужные биологически активные вещества и ферменты. Кроме того, сами клетки тапетума используются для формирования микроспор в качестве источника питательных веществ.

Расположенные в центре развивающегося микроспорангия первичные спорогенные клетки после определенного числа делений дают начало материнским клеткам микроспор (микроспороцитам). Они делятся мейозом, в результате чего из каждой возникают по четыре гаплоидные микроспоры. Разделение клеток в процессе мейоза у разных цветковых происходит неодинаково. У однодольных и некоторых двудольных все происходит обычным образом, и сестринские клетки расходятся после каждого деления мейоза (последовательный, или сукцессивный, тип) (рис. 282). У большинства двудольных после первого (редукционного) деления ядра микроспороцита не происходит разделения клетки на сестринские, и ядра тут же делятся еще раз, после чего

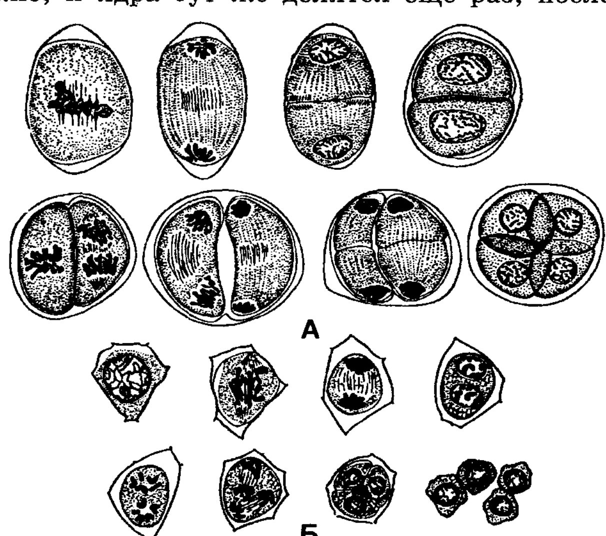


Рис. 282. *Образование тетрады микроспор:*
А – сукцессивный способ заложения клеточных оболочек у лилии (по Герасимовой-Навашиной); Б – симультанный способ заложения клеточных оболочек у пиона (по Яковлеву и Иоффе)

уже образуются сразу четыре отдельные клетки (такой тип называется одновременным, или симультанным). Некоторое время образовавшаяся тетрада микроспор остается объединенной общей оболочкой из полисахарида каллозы, которая откладывается еще микроспороцитом перед мейозом или в самом его начале, а также самими микроспорами. Полагают, что каллозовое окружение облегчает очень важный процесс формирования сложной и многослойной оболочки микроспор. После завершения формирования микроспоры каллоза быстро растворяется и тетрада распадается.

Микроспора содержит очень густую цитоплазму, поскольку в ней мало воды (всего 10 – 14%). В ней находятся запасные вещества (крахмал, липиды, белки) и биологически активные вещества (витамины, активаторы и ингибиторы роста).

Большой интерес вызывает строение и структура оболочек микроспор, которые в широчайших пределах варьируют у разных цветковых. Как и у других высших растений, оболочка микроспор покрытосеменных состоит из двух основных слоев – внутреннего (интины) и наружного (экзины). Интина образована преимущественно пектином, целлюлозой и белками. Она представляет собой тонкую двухслойную мембрану, окружающую микроспору. Экзина имеет более сложное строение. Она состоит из двух, а у многих растений из трех слоев – эндэкзины (внутренний слой), мезэкзины (средний слой, который имеется не у всех) и эктэкзины (наружный слой). Эндэкзина имеет обычно меньшую толщину, чем эктэкзина. Она образована мелкими гранулами или тонкими пластинками, но иногда бесструктурная. Эктэкзина имеет большую толщину и устроена сложнее. Все разнообразие ее структурных вариантов можно свести к трем основным типам. Наиболее распространенным является столбиковая эктэкзина, в которой четко выделяются вертикально ориентированные столбики (рис. 283). Значительно реже встречается гранулярная эктэкзина, образованная мелкими плотными гранулами. Наконец у примитивных цветковых

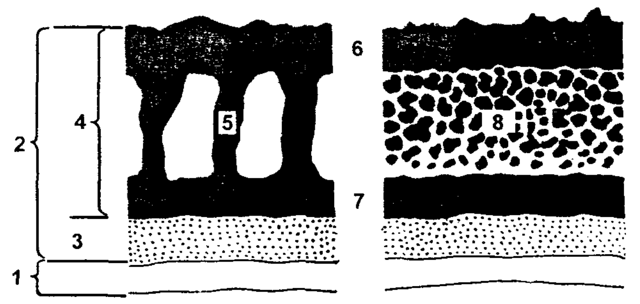


Рис. 283. *Схема строения оболочки пыльцевых зерен с двумя типами эктэкзины (столбиковой и гранулярной):* 1 – *интина;* 2 – *энзина;* 3 – *эндэкзина;* 4 – *эктэкзина;* 5 – *столбики;* 6 – *покров;* 7 – *подстилающий слой;* 8 – *гранулы (по Л. А. Куприяновой, с изменениями)*

эктэкзина гомогенная. У разных покрытосеменных на поверхности эктэкзины образуются самые разнообразные скульптурные элементы, формирующие сложные узоры, специфичные для конкретного вида.

Толщина экзины непостоянна. В определенных местах, характерных для каждого вида, имеются неутолщенные участки – борозды и даже перфорации – поры или апертуры, необходимые для выхода пыльцевой трубки при последующем прорастании пыльцевого зерна (рис. 284). В этой области интина содержит много ферментов, которые активируются при попадании пыльцы на рыльце. У однодольных поры устроены просто, и чаще всего на одной микроспоре или пыльцевом зерне у них можно обнаружить лишь одну пору. У двудольных чаще всего встречаются сложные поры. От простых они

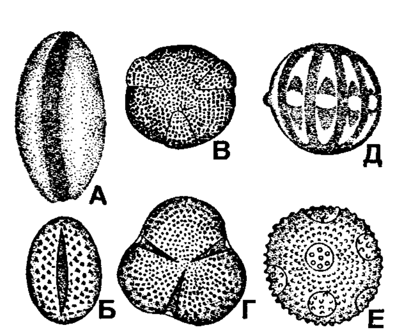


Рис. 284. *Типы пыльцевых зерен:* А, Б – *однобороздчатые* [А – *у магнолии (Magnolia grandiflora);* Б – *у сусака (Butomus umbellatus)];* В, Г – *трехбороздчатые* [В – *у джизгуна (Calligonum polygonoides);* Г – *у пиона (Paeonia vittmaniana)];* Д – *многобороздчатое – у истода (Polygola comosa);* Е – *многопоровое – у лютика (Ranunculus asiatica) (по В. Г. Хржановскому и соавт.)*

отличаются тем, что имеют дополнительную апертуру, в области которой интина тоньше или полностью отсутствует. Обычно сложных пор три (реже меньше), и располагаются они по экватору микроспоры или пыльцевого зерна.

Если интина легко разрушается и не может сохраняться длительное время, то экзина легко выдерживает агрессивную среду, благодаря одному из своих компонентов – спорополленину. Поэтому споры прекрасно сохраняются в течение очень длительного времени в ископаемых породах.

Мужской гаметофит

Гаметофиты цветковых максимально редуцированы, особенно мужской гаметофит, который настолько мал, что состоит из минимального количества клеток, способных обеспечить половой процесс. Все его формирование происходит в результате всего лишь двух митозов. Первое из них всегда происходит в микроспоре, когда она еще находится в пыльцевом гнезде (микроспорангии). В результате появляются две клетки разных размеров (рис. 285). Маленькая клетка называется генеративной, и обычно она занимает пристенное положение. Более крупная клетка называется вегетативной. В дальнейшем события развиваются несколько необычно: маленькая генеративная клетка постепенно вдавливается в крупную вегетативную и в конце концов полностью отшнуровывается от ее поверхности, оказываясь внутри нее. Нечто похожее происходит в процессе образования фагосомы у животных клеток, но растительная клетка с ее жесткой оболочкой, как правило, к такому неспособна. Однако оболочки вегетативной и генеративной клеток настолько тонки, что подобный «транспорт» оказывается возможным. Кроме того, в этом случае не происходит ферментативного разрушения генеративной клетки (что всегда случается с содержимым фагосомы у клеток животных). Находясь внутри вегетативной клетки, генеративная обычно вытягивается и приобретает веретенообразную форму. Все

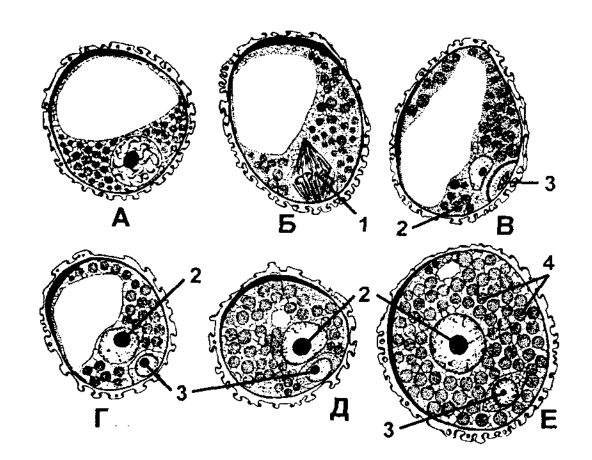


Рис. 285. *Первое деление в микроспоре гальтонии:*
А – микроспора; Б – ядро микроспоры в процессе деления (метафаза); В – образование вегетативной и генеративной клеток; Г, Д – начало проникновения генеративной клетки внутрь вегетативной; Е – генеративная клетка целиком проникла в вегетативную клетку и приняла веретеновидную форму; 1 – метафазная пластинка; 2 – вегетативная клетка; 3 – генеративная клетка; 4 – крахмальные зерна (по Герасимовой-Навашиной, с изменениями и дополнениями)

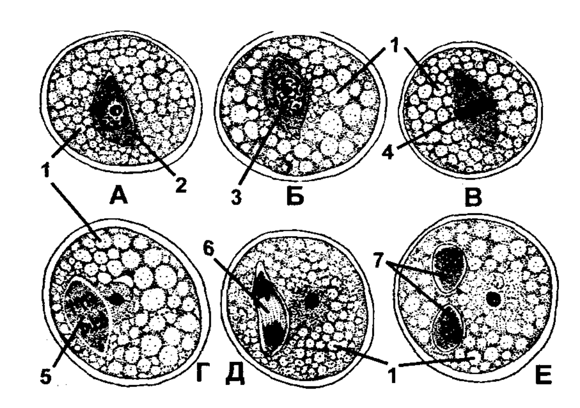


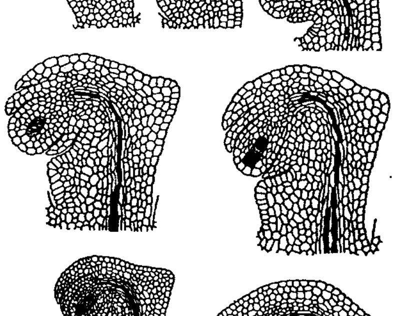
Рис. 286. *Деление генеративной клетки в пыльцевом зерне сусака и образование спермиев:*
А – пыльцевое зерно с вегетативной и генеративной клетками; Б – Д – последовательные фазы деления ядра генеративной клетки; Е – образование двух спермиев; 1 – вегетативная клетка; 2 – генеративная клетка; 3 – профаза; 4 – метафаза; 5 – анафаза; 6 – телофаза; 7 – спермии (по Герасимовой-Навашиной, с изменениями и дополнениями)

это время оболочка микроспоры остается интактной, да и сама она теперь будет называться не микроспорой, а пыльцевым зерном. К второму митотическому делению приступает только генеративная клетка. Делясь внутри вегетативной клетки, она дает начало двум неподвижным спермиям (рис. 286). Более чем у двух третей цветковых второе деление мужского гаметофмита совершается после прорастания пыльцевой трубки (т. е. после опыления), но у остальных это происходит внутри пыльцевого зерна, еще находящегося в микроспорангии. Полагают, что второй вариант является более прогрессивным, поскольку в этом случае все развитие мужского гаметофита завершается под защитой оболочки пыльцевого зерна.

Вскрытие микроспорангиев обычно происходит в сухую и теплую погоду. Этому процессу способствуют клетки эндотеция (наружного слоя стенки микроспорангия) и прилежащие к ним подэпидермальные клетки пыльника, имеющие неравномерные утолщения оболочек.

Семязачаток и мегаспорогенез

Семязачаток цветковых возникает из меристематического бугорка на плодолистике и в общих чертах повторяет устройство такового у голосеменных (рис. 287). Вначале образуются покровы семязачатка. В отличие от голосеменных, семязачаток цветковых окружен двумя интегументами. Полагают при этом, что внутренний



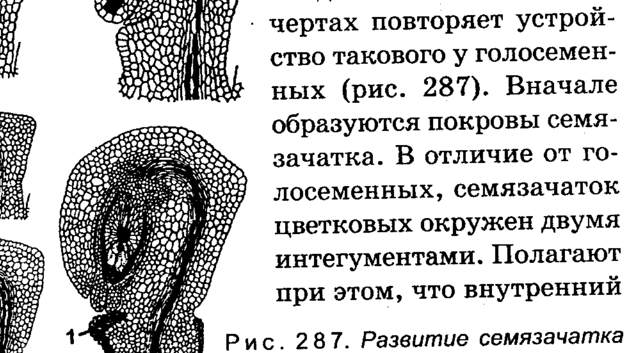


Рис. 287. *Развитие семязачатка Beschorneria bracteata: 1 — обтуратор (по Савченко и Комао)*

интегумент гомологичен единственному интегументу голосеменных и происходит из слившихся стерильных мегаспорангиев. Появление же наружного интегумента до сих пор не ясно. Многие ботаники допускают его листовое происхождение.

Одновременное наличие двух интегументов характерно для большинства покрытосеменных, но отнюдь не для всех. У многих сохраняется лишь один из них (чаще наружный) или, что более распространено, оба интегумента сливаются. Такие семязачатки называются *унитегмальными* (*лат.* unus, uni – один), в отличие от *битегмальных* (*лат.* bi – дву, двух), окруженных двумя интегументами. Наконец семязачатки некоторых паразитических цветковых вообще лишены покровов, в связи с чем получили название *атегмальных*.

Покровы семязачатка защищают находящийся под ними единственный фертильный мегаспорангий. Как и у голосеменных, он называется нуцеллус. Однако интегументы не полностью обрастают нуцеллус, оставляя неприкрытой его верхушку. Над ней образуется отверстие в покровах – микропиле, или пыльцевход, через которое в последующем проникнет пыльцевая трубка, несущая неподвижные спермии. В зависимости от массивности нуцеллуса семязачатки разделяют на *крассинуцелятные* (с хорошо развитыми мегаспорангиями) и *тенуиноцелятные* (если мегаспорангий относительно небольшой). Ножка семязачатка, которая связывает его с плодолистиком, называется фуникулюсом, а переход фуникулюса в нижнюю часть семязачатка – халазой. Все перечисленные выше структуры (один или два интегумента с микропиле, нуцеллус, халаза и фуникулюс) вместе и составляют семязачаток.

В зависимости от пространственной ориентации семязачатка внутри завязи плодолистика выделяют несколько основных типов (рис. 288). *Ортотропные* (*греч.* orthos – прямой), или прямые, семязачатки имеют продольную ось, которая совпадает с таковой у их фуникулюсов. *Анатропные* (*греч.* anatrope – перевер-

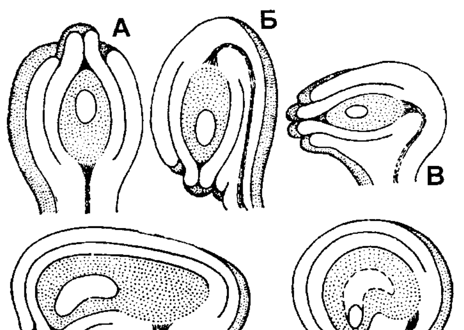


Рис. 288. *Различные формы семязачатков:*
А – ортотропный;
Б – анатропный;
В – гемитропный;
Г – кампилотропный;
Д – амфитропный
(по А. Л. Тахтаджяну)

нутый), или перевернутые, семязачатки, как следует из названия, ориентированы противоположным образом по отношению к предыдущему типу. При этом их микропиле оказывается вблизи фуникулюса. Если семязачаток перевернут не на 180°, а на 90°, он называется *гемитропным* (*греч.* hemi – половина, наполовину).

В мегаспорангии семязачатка образуется единственный мегаспороцит (материнская клетка мегаспор) и после мейотического деления образуются четыре гаплоидные мегаспоры. Чаще всего они располагаются друг над другом в виде цепочки. Дальнейшее развитие продолжит лишь одна из них, обычно та, что находится вблизи халазного полюса, а остальные отмирают и разрушаются. Однако у некоторых цветковых в ходе мейоза мегаспороцита не происходит последовательного разделения перегородками дочерних клеток после первого или второго деления. В результате этого вместо тетрады мегаспор появляются две двуядерные клетки, соответствующие по происхождению двум не разделившимся мегаспорам (такое случается, если не происходит разделения после второго деления мейоза). Если же разделения дочерних клеток не происходит ни после первого, ни после второго деления ядер, образуется одна четырехядерная клетка, соответствующая целой тетраде мегаспор. Такие дву- или четырехядерные образования (разумеется, все их ядра гаплоидны) называются *ценоцитами*, они образуются у ландыша, лука, тюльпана, лилии и некоторых других.

Женский гаметофит, или зародышевый мешок

Развитие женского гаметофита цветковых начинается с усиленного роста объема оставшейся в нуцеллусе мегаспоры, которая при этом удлиняется и принимает вытянутую форму (рис. 289). Ядро мегаспоры делится мейозом, образуя сначала два ядра (первое деление мейоза), которые расходятся к полюсам мегаспоры (одно ядро следует к микропиллярному полюсу, а другое – к халазному) и в последующем оказываются разделенными крупной вакуолью. Затем эти ядра также синхронно делятся (второе деление мейоза). Появившиеся в результате этого четыре ядра синхронно делятся еще раз (третье и последнее деление), совместно образуя восемь ядер. Поскольку после первого деления ядра мегаспоры дочерние ядра разошлись к ее полюсам и там синхронно делились по два раза, то у каждого из полюсов в итоге оказывается по четыре ядра. На этом этапе женский гаметофит состоит из восьми ядер.

В дальнейшем от каждой из двух полярных тетрад (четверок) ядер к центру отходит по одному ядру (это так называемые полярные ядра), которые сразу же сливаются между собой или сливаются после оплодотворения (иногда они вообще не сливаются), образуя *вторичное*, или *центральное, ядро зародышевого мешка*. После этого цитоплазма обособляется вокруг ядер гаметофита, который из ядерной стадии развития переходит в клеточную. Оставшиеся вблизи халазного полюса три ядра преобразуются в три клетки, называемые *антиподами*, их функция состоит в снабжении гаметофита питательными веществами. Три ядра вблизи микропиле также окружаются цитоплазмой и отделяются клеточными перегородками, образуя отдельные клетки. Но среди них одна клетка, занимающая центральное положение, выделяется более крупными размерами – это *яйцеклетка*. Две клетки, расположенные по ее бокам, называются *синергидами*, они выделяют химические вещества-аттрактанты, которые привлекают пыльцевую трубку со спермиями к зародышевому мешку и, возможно, снабжают

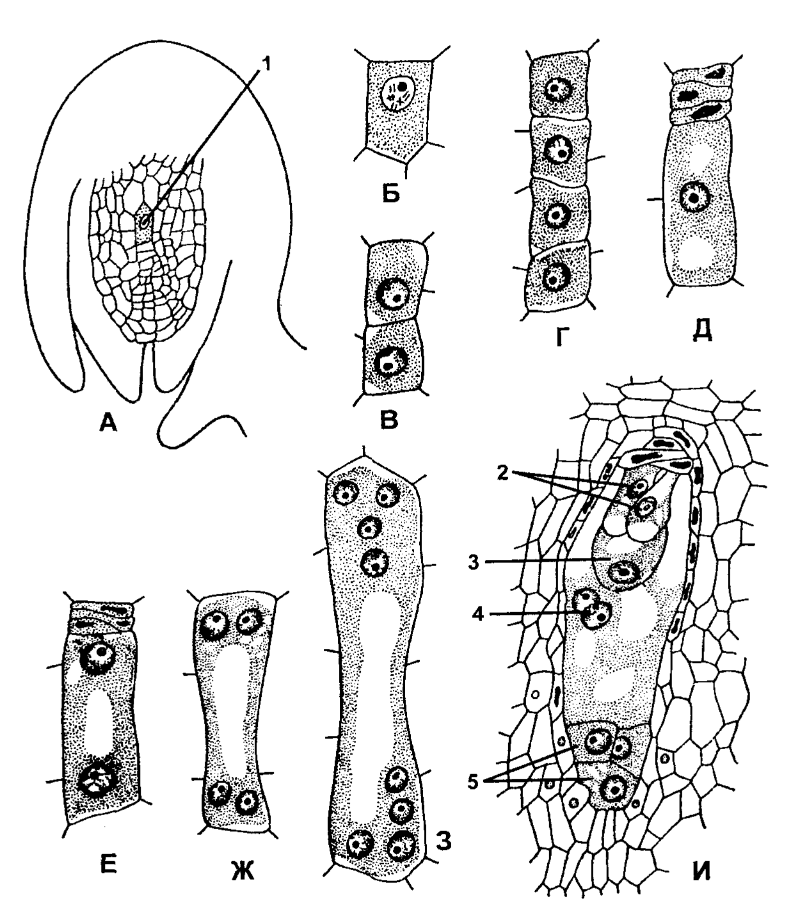


Рис. 289. *Мегаспорогенез и развитие женского гаметофита – зародышевого мешка:*
А – развитие семязачатка, возникновение единственной археспориальной клетки (материнской клетки мегаспор): 1 – археспориальная клетка в семязачатке; Б – археспориальная клетка; В – редукционное деление археспориальной клетки на две; Г – деление на четыре клетки (четыре мегаспоры); Д – дегенерация трех мегаспор (они сплющиваются) и усиленное развитие одной мегаспоры; Е – начало прорастания мегаспоры – ее ядро делится на два; Ж, З – двукратное деление двух ядер с последующим образованием восьми ядер (на каждом полюсе по четыре ядра); И – развившийся зародышевый мешок (женский заросток, или женский гаметофит), на верхнем полюсе три обособленные клетки составляют лицевой аппарат: в центре крупная яйцеклетка (3), рядом расположены две синергиды (2). Обособленные у основания зародышевого мешка три клетки (5) являются антиподами, в центре зародышевого мешка – два неслившихся полярных ядра (4)
(по Баранову, с изменениями и дополнениями)

яйцеклетку питательными веществами, которые они поглощают из соседних тканей. Вся цитоплазма, расположенная между антиподами с одной стороны и клетками яйцевого комплекса с другой (яйцеклетка и две синергиды), называется центральной клеткой. В ней находятся гаплоидные полярные ядра (если они еще не слились) или диплоидное вторичное (центральное) ядро.

На этом этапе женский гаметофит полностью сформирован и состоит из шести гаплоидных (одной яйцеклетки, двух синергид и трех антипод) и одной диплоидной клеток (центральной). Поскольку его строение внешне напоминает мешочек, то другое название женского гаметофита покрытосеменных – *зародышевый мешок*.

Мы описали *моноспорический* путь развития женского гаметофита из одной мегаспоры. Однако у тех растений, у которых в семязачатке образуются дву- и четырехядерные ценоциты, женский гаметофит является *биспорическим* или *тетраспорическим* соответственно. Любой из них так же, как и моноспорический гаметофит, состоит из восьми ядер, но его (гаметофита) развитие у таких растений идет быстрее. Так, двуядерный ценоцит для образования восьми ядер делится не три, а два раза, а четырехядерный – всего один раз. Дальнейшее поведение образовавшихся ядер соответствует описанной схеме. И гаметофит оказывается готовым к оплодотворению.

Таким образом, женский гаметофит цветковых растений имеет наиболее простое строение среди всех высших растений – для его полного формирования необходимо всего восемь (!) клеток, которые образуются в результате четырех делений ядра мегаспоры. При этом половые органы (архегонии) у них отсутствуют вообще, т. е. покрытосеменные являются многоклеточными растениями, не имеющими половых органов. Если проследить относительное соотношение размеров гаметофита и спорофита у всех высших растений, то легко заметить, что по мере усложнения общей организации систематической группы последовательно происходит уменьшение гаметофита и усиление спорофита (рис. 290).

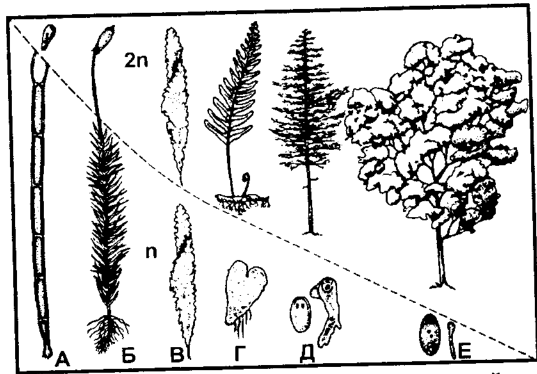


Рис. 290. *Схематическое изображение изменений растений в процессе исторического развития в направлении увеличения размеров и значения бесполого поколения (2n) и редукции размеров полового поколения (n)* *(по К. Вилли и соавт.)*

Опыление

Следующим очень важным этапом размножения цветковых является **опыление** – перенос пыльцевых зерен на рыльце пестика (напомним, что у голосеменных пыльцевые зерна при опылении попадают непосредственно на семязачаток). Обращаем особое внимание на огромное разнообразие у цветковых растений адаптаций, обеспечивающих или облегчающих опыление. Пыльца переносится на рыльце пестика различными способами, но в зависимости от того, с какого цветка эта пыльца берется, выделяют два основных типа: *самоопыление* и *перекрестное опыление*.

Самоопыление

Самоопыление встречается у относительно небольшого числа цветковых. В этом случае не происходит обмен генетической информацией между разными особями, поскольку пыльцевые зерна попадают на рыльце пестика либо из пыльника одной из тычинок этого же цветка, либо с другого цветка, расположенного на том же растении. Поскольку все события происходят

в пределах одной особи, при самоопылении не происходит обмена генетической информации, а имеют место лишь комбинативные изменения наследственного материала в ходе соответствующих процессов в мейозе (при спорогенезе). Отсутствие новых аллелей приводит к появлению чистых линий гомозиготных популяций в пределах одного вида, неспособных обмениваться генами, подвергшимися мутациям (в том числе полезных), поэтому процессы видообразования в этих популяциях идут самостоятельно.

Постоянное самоопыление возникает при физической невозможности (в силу каких-либо объективных причин) переноса пыльцы с одного растения на другое, при этом обмен растениями пыльцой в обычных условиях не происходит. Такой тип опыления можно рассматривать как адаптацию, поскольку для растительного организма не доступна пыльца с других растений и использование собственных пыльцевых зерен представляется единственной возможностью образовать семена. Случайное самоопыление происходит у многих покрытосеменных в том случае, когда цветки обмениваются между собой пыльцой, но наряду с этим на рыльце возможно попадание пыльцевых зерен, образованных в собственном цветке. В этом случае образуется относительно небольшой процент гомозиготных организмов. Наконец у ряда покрытосеменных в обычных условиях рыльце опыляется чужой пыльцой, но если по каким-либо причинам этого долго не происходит, в последний момент (когда плодолистик еще сохраняет способность воспринимать пыльцевые зерна) на рыльце попадает собственная пыльца, запас которой все это время имеется в цветке. В этом случае самоопыление представляет собой вынужденное событие, но это также представляет собой адаптацию, поскольку совершенно очевидно, что с точки зрения биологической целесообразности лучше произвести самоопыление и сформировать плоды с семенами, чем не опылиться вовсе и, соответственно, остаться без семян.

Отметим, что самоопылением считается не только перенос пыльцы с тычинки на рыльце того же самого цветка, но и опыление пыльцой другого цветка,

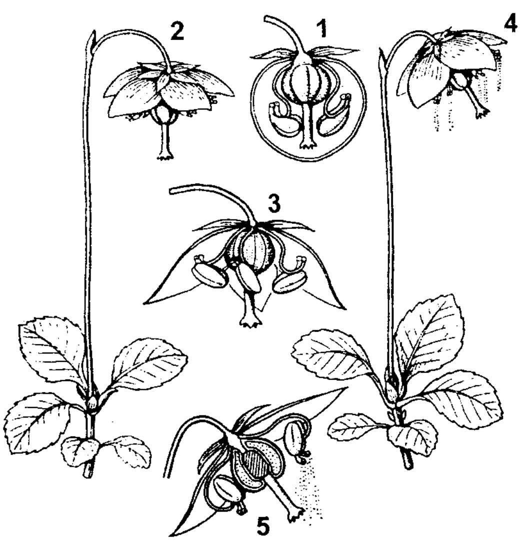


Рис. 291. *Гравитационная автогамия у одноцветки (Moneses uniflora):* 1 – продольный разрез через бутон (увел.) перед раскрыванием цветка (видны S-образно согнутые тычиночные нити; рожковидные выросты пыльников, через отверстия которых высыпается пыльца, ориентированы кверху); 2 – общий вид растения после раскрывания цветка (столбик цветка направлен отвесно, цветоножка изогнута дугообразно, отчего цветок поникает); 3 – распрямление тычиночных нитей и постепенное перевертывание пыльников для высыпания пыльцы (увел.); 4 – общий вид растения во время автогамии (цветок благодаря изгибам цветоножки принимает наклонное положение, столбик с рыльцем направлен косо вниз и высыпающаяся из пыльников пыльца попадает на рыльце); 5 – то же, цветок (увел.) в разрезе (видны S-образно согнутые тычиночные нити с пыльниками, отверстия которых обращены книзу) (по А. Н. Пономареву и соавт.)

расположенного на том же растении. Причем последний способ самоопыления (он называется *гейтеногамией* – *греч.* geiton – сосед, gamos – брак) является единственным возможным у форм с однополыми цветками, поскольку у них тычинки с пыльниками и плодолистики с рыльцами находятся в разных цветках.

Рис. 292. *Контактная автогамия у копытня европейского (Asarum europaeum):* 1 – рыльце; 2 – пыльник (по А. Н. Пономареву и соавт.)

Читателя не должно вводить в заблуждение то обстоятельство, что при гейтеногамии пыльца переносится на рыльце с другого цветка, поскольку все органы в пределах одного организма (в данном случае растительного), в том числе и все цветки, имеют одинаковый набор хромосом. Это обстоятельство унифицирует все микроспоры, в том числе и сформировавшиеся в разных цветках одного растения. Однако при этом следует помнить, что микро- и мегаспоры, даже образовавшиеся в одном цветке, не являются совершенно одинаковыми и могут различаться по аллелям, что связано с комбинацией генетического материала в процессе мейоза (подробно об этом рассказано в разделе генетики, посвященном комбинативной изменчивости).

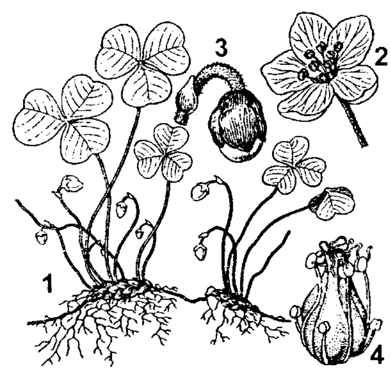


Рис. 293. *Клейстогамия у кислицы обыкновенной (Oxalis acetosella):* 1 – общий вид растения с клейстогамными цветками на разных стадиях развития; 2 – хазмогамный цветок; 3 – отдельный клейстогамный цветок в стадии опыления; 4 – то же с удаленным околоцветником (увел.) (по А. Н. Пономареву и соавт.)

Если рыльце опыляется пыльцевыми зернами своего же цветка, такой способ самоопыления называется *автогамией* (*греч.* autos – сам, gamos – брак) (рис. 291, 292). Разновидностью автогамии можно считать *клейстогамию* (*греч.* kleistos – замкнутый, gamos – брак), когда опыление собственной пыльцой происходит в нераспускающихся цветках (рис. 293).

Перекрестное опыление

Перекрестное опыление, или ксеногамия (*греч.* xenos – чужой, gamos – брак), представляет собой перенос различными способами пыльцы из пыльника одного растения на рыльце другого. Этот тип опыления у цветковых значительно более распространен, чем самоопыление.

В этом случае между разными особями одного вида обязательно происходит обмен аллелями, что приводит к увеличению доли гетерозиготных организмов. Это справедливо можно рассматривать как преимущество по сравнению с самоопылением, поскольку здесь не происходит генетической изоляции отдельных клонов, а возникшие мутации свободно распространяются в пределах популяции.

Для того чтобы произошло перекрестное опыление цветки выработали различные адаптации, которые либо вообще исключают саму возможность самоопыления, либо в какой-то степени ограничивают ее вероятность. Следует отметить, что полное отсутствие самоопыления не так уж и полезно для вида, поскольку в этом случае растение оказывается неспособным произвести семена, если по каким-либо причинам не произошло перекрестное опыление (например, отсутствие соответствующих опылителей, низкая плотность произрастания особей данного вида и др.). Для растения наиболее целесообразным является приобретение таких приспособлений, которые до последнего момента будут способствовать перекрестному опылению, но если оно не произойдет, обеспечат самоопыление, и растение при этом сможет образовать семена (пусть даже используя для этого лишь свой генетический материал). Приспособления, ограничивающие самоопыление, очень разнообразны. Рассмотрим некоторые из них.

Двудомность является наиболее надежным способом предотвращения самоопыления. Иными словами, у двудомных растений самоопыление в принципе невозможно, поскольку мужские и женские цветки находятся на разных растениях (мужских и женских). Однако не следует считать, что такие растения приобрели идеальную адаптацию. Действительно, у них всегда происходит полноценная комбинация генетического материала и обмен аллелями, но у двудомных растений семена производят лишь женские организмы, тогда как мужские лишь продуцируют пыльцу. К двудомным растениям относятся тополь, ива, осина, конопля и др.

Своеобразным компромиссом между «достоинствами» и «недостатками» одно- и двудомных растений представляются описанные выше растения, у которых на одной особи развиваются не гермафродитные, а однополые цветки. Однако у них велика вероятность опыления пыльцой с мужских цветков собственного растения. У некоторых растений на одной особи могут развиваться как гермафродитные, так и однополые цветки. Если при этом образуются обоеполые и только мужские (но не образуются женские) цветки, то это называется *андромоноэцием* (*греч.* andros – мужчина, monos – один, единый, единственный, oikia – дом, жилище). Противоположное сочетание (обоеполые и только женские цветки) называется *гиномоноэцием* (*греч.* gyne – женщина, monos – один, единый, единственный, oikia – дом, жилище). Возможны также и другие варианты, например, на одной особи развиваются только двудомные, а на другой только мужские цветки – *андродиэций* (*греч.* andros – мужчина, di – дважды, oikia – дом, жилище). Или, наоборот, на одной особи только обоеполые, а на другой – только женские цветки –

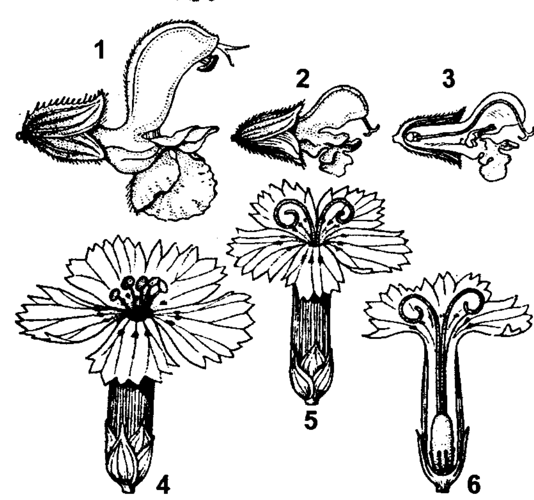


Рис. 294. *Женская двудомность (гинодиэция).*
Шалфей степной (Salvia stepposa): 1 – обоеполый цветок; 2 – женский цветок; 3 – он же в разрезе (видны редуцированные тычинки). Гвоздика разноцветная (Dianthus versicolor): 4 – обоеполый цветок; 5 – женский цветок; 6 – он же в разрезе (видны редуцированные тычинки) (по А. Н. Пономареву и соавт.)

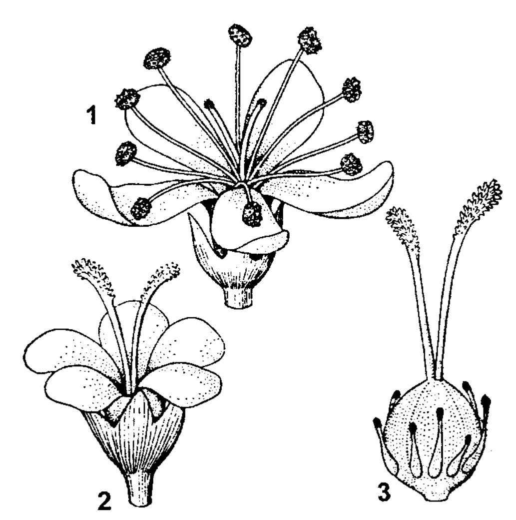


Рис. 295. *Цветки переходного типа у качима высочайшего (Gypsophila altissima): 1 – морфологически обоеполый, но функционально мужской цветок (не образующий плодов); 2 – морфологически обоеполый, но функционально женский цветок; 3 – он же, без околоцветника (видны редуцированные тычинки) (по А. Н. Пономареву и соавт.)*

гинодиэция (*греч.* gyne – женщина, di – дважды, oikia – дом, жилище) (рис. 294). Гинодиэции в природе распространены более широко, поскольку они позволяют свести к минимуму мужские цветки и максимально увеличить численность женских, способных образовывать плоды с семенами. Наконец у ряда растений образуются цветки, имеющие строение обоеполых, но полного развития на одних из них достигают или только тычинки, или только плодолистики (рис. 295).

Дихогамия выражается в неодновременном функциональном развитии тычинок и рыльца в одном цветке. В зависимости от того, что созревает раньше, выделяют *протандрию* (*греч.* protos – первый, andros – мужчина) (раньше созревают пыльники с пыльцой) и *протогинию* (*греч.* protos – первый, gyne – женщина) (рыльца созревают раньше пыльников). Протандрия встречается чаще, она имеет место у большого количества семейств цветковых, например у сложноцветных, зонтичных, гвоздичных, колокольчиковых и др. (рис. 296). Гораздо реже встречается протогиния, более всего она выражена у ветроопыляемых (злаковых, ситниковых, осоковых, подорожниковых и др. (рис. 297), но возможна и у розовых, крестоцветных, жимолостных и др.

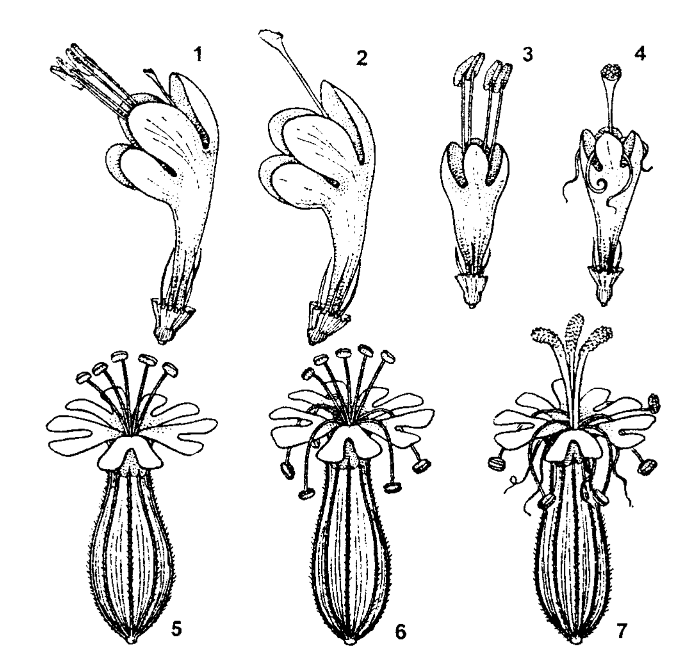


Рис. 296. *Примеры протандрии. Скабиоза бледно-желтая (Scabiosa ochroleuca): 1 – краевой цветок в тычиночной стадии; 2 – он же в рыльцевой стадии; 3 – срединный цветок в тычиночной стадии; 4 – он же в рыльцевой стадии. Смолевка вильчатая (Silene dichotoma): 5 – цветок в тычиночной стадии первого дня цветения; 6 – он же в тычиночной стадии второго дня цветения; 7 – он же в рыльцевой стадии третьего дня цветения (все тычинки увяли) (по А. Н. Пономареву и соавт.)*

Самонесовместимость является наиболее совершенной адаптацией против самоопыления. В этом случае полноценное развитие пыльцевых зерен, попавших на рыльце собственного цветка, становится невозможным. При этом пыльца либо не прорастает вовсе, либо рост пыльцевых трубок идет медленно и через некоторое время прекращается. Эти механизмы управляются на молекулярном уровне генами самонесовместимости. Самонесовместимость широко распространена, она встречается примерно у 10 000 видов цветковых растений из 78 семейств.

Гетеростилия (*греч.* heteros – другой, stylos – столб), или разностолбчатость, представляет собой развитие

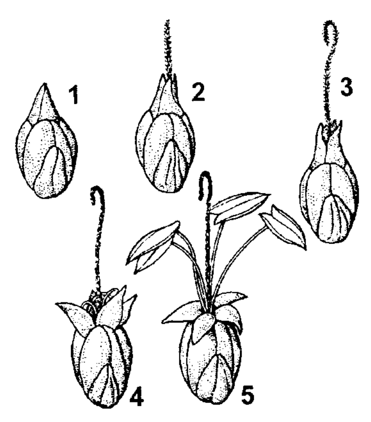


Рис. 297. *Протогиния у подорожника Корнута (Plantago cornutii):*
1 – цветок в стадии бутона;
2 – появление рыльца;
3 – увядание рыльца;
4 – раскрывание цветка и начало выдвижения тычинок при уже увядшем рыльце; 5 – тычиночная стадия цветка
(по А. Н. Пономареву и соавт.)

на одной особи цветков с различной высотой тычинок и столбиков (рис. 298). Это приводит к тому, что в основном опыляются цветки разных морфологических типов, т.е. пыльца с длинностолбчатых цветков переносится, главным образом, на короткостолбчатые цветки и наоборот – с короткостолбчатых цветков большая часть пыльцы попадает на длинностолбчатые. Опыление цветков сходного типа при этом также происходит, но очень редко. Разумеется, длина тычинок и столбиков контролируется генами, причем их локусы в хромосоме расположены очень близко и наследуются вместе. Гетеростилия встречается относительно редко (обнаружена у 56 родов из 23 семейств).

Перечисленные адаптации являются наиболее известными, но не единственными. У разных покрытосеменных существует большое количество разнообразных

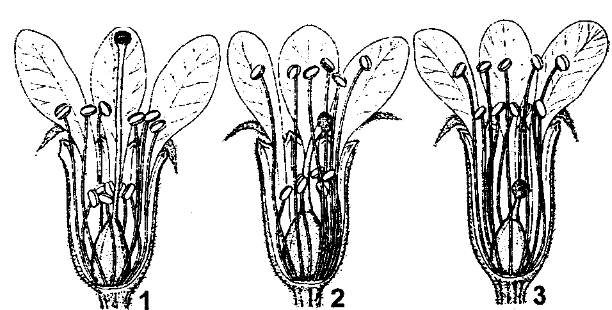


Рис. 298. *Гетеростилия у дербенника иволистного (Lythrum salicaria):*
1 – длинностолбчатая форма; 2 – среднестолбчатая форма;
3 – короткостолбчатая форма (по А. Н. Пономареву и соавт.)

морфологических приспособлений, например строение цветка, его ориентация в пространстве и т. д.

Способы опыления у перекрестноопыляемых цветковых растений очень разнообразны. Условно их можно разделить на две группы. В первой перенос пыльцы осуществляется животными, главным образом, насекомыми, а также некоторыми позвоночными (большинство из которых также освоили воздушную среду – птицы и летучие мыши). Во второй группе пыльца переносится абиотическими факторами – ветром и реже водой.

У растений, опыляемых животными, обычно формируются различные адаптации, способствующие привлечению опылителей. Обычно они имеют яркоокрашенные крупные цветки. Если цветки мелкие, то они, как правило, оказываются собранными в соцветия, что также зрительно увеличивает их. Однако размеры, окраска и форма цветка позволяют опылителю только увидеть его. Для стимуляции животного исполнить роль опылителя обычно недостаточно, поэтому растения наряду с этим привлекают еще и пищей, которой чаще всего является нектар, выделяемый нектарниками (более подробно о нектарниках рассказано в разделе, посвященном выделительным тканям). Некоторые растения также образуют большое количество пыльцы, которую опылители охотно поедают. Необходимо, чтобы пыльца любым способом попала на опылителя, который переносит ее на другой цветок этого же вида.

Биотическими опылителями являются насекомые, птицы и млекопитающие. Соответственно различают *энтомофилию*, *орнитофилию* и *зоофилию*.

Энтомофилия, или опыление насекомыми, чрезвычайно широко распространено в природе. Роль насекомых в историческом развитии покрытосеменных трудно переоценить, однако и сами насекомые многим обязаны цветковым. В итоге наблюдается большое разнообразие взаимных адаптаций, которые выработали растения и насекомые. Эти адаптации порой бывают настолько узкими, что растение может опыляться лишь определенным видом насекомых.

Рис. 299. *Цветы желтушника (А), рапса (Б) и горчицы половой (В), сфотографированные через желтый (слева) и ультрафиолетовый (справа) фильтры. Натуральная величина (по Даумеру)*

Чаще всего растение привлекает насекомых пищей – нектаром или пыльцой. При этом нектар выделяется именно в то время суток, когда опылитель активен – днем или ночью. Цветки таких растений обычно крупные и яркие. Однако насекомые зачастую воспринимают окраску цветков совсем иначе, нежели человек, поскольку они воспринимают свет, не доступный нам (например, ультрафиолетовые лучи – рис. 299). Это обстоятельство хорошо известно пчеловодам, которые могут ночью осматривать улей, пользуясь для освещения фонарем, используемым фотографами при проявке фотопленок и печатании снимков. Этот фонарь излучает длинноволновый красный свет, которые пчелы не видят, но видит человек. Если бы пчеловод использовал при этом фонарь с синим светом, то он был бы неминуемо опознан пчелами и искусан. По мнению ботаников, незаметные для человека обозначения на частях цветка служат для насекомого указателем месторасположения нектарников, т. е. цветок представляет собой своеобразную карту, понятную опылителям.

Многих насекомых привлекает не только (или не столько) нектар, но и пыльца. Энтомофильные растения обычно вырабатывают пыльцу в большом количестве,

кроме того, отдельные пылинки имеют шероховатую поверхность наружной оболочки, что способствует их прилипанию к покровам насекомого. Часто пыльца скатывается в комочки – поллинии (рис. 300), которые и прилипают к телу опылителя (например, у орхидных). Те же пчелы активно собирают пыльцу (рис. 301) и переносят ее в гнездо на своих лапках (обножки). Там они отделяют комочки пыльцы, складывают ее в ячейки и утрамбовывают головой. Когда часть ячейки оказывается частично заполненной, пыльца заливается медом и

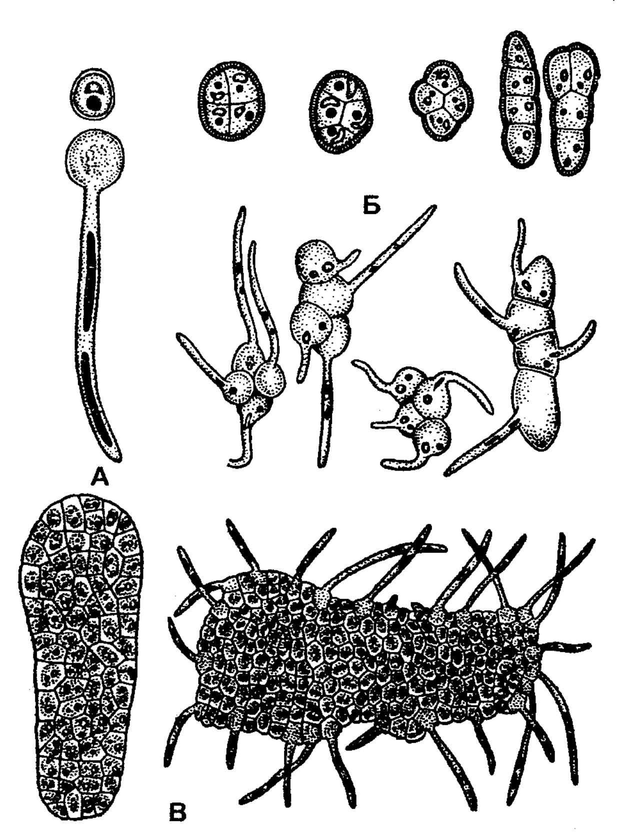
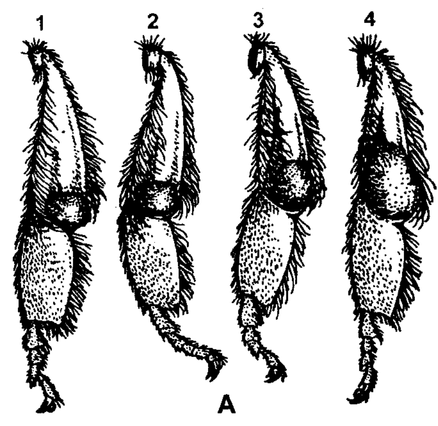
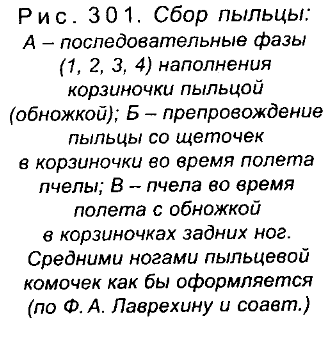
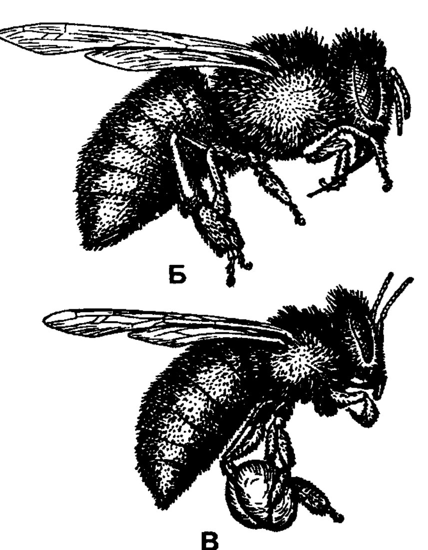


Рис. 300. *Пыльца некоторых орхидных, соединенная в тетрады и поллинии и ее прорастание:*
А – венерин башмачок (Cypripedium insigne); Б – Calanthe veitchii; В – любка двулистная – Platanthera bifolia (по Поддубной-Арнольди)




Рис. 301. *Сбор пыльцы: А – последовательные фазы (1, 2, 3, 4) наполнения корзиночки пыльцой (обножкой); Б – препровождение пыльцы со щеточек в корзиночки во время полета пчелы; В – пчела во время полета с обножкой в корзиночках задних ног. Средними ногами пыльцевой комочек как бы оформляется (по Ф. А. Лаврехину и соавт.)*



ячейка запечатывается. В результате брожения углеводов меда образуется молочная кислота, которая обладает консервирующим действием, из-за чего пыльца может долго храниться. Обработанная таким образом пыльца называется пергой. Она очень богата белками, что особенно важно для пчел, поскольку основу их рациона составляют углеводы нектара.

Понятно, что растения, опыляемые днем, имеют более яркие цветки, тогда как цветки «ночных» растений обычно окрашены в светлые тона – белые, желтые, светло-красные и т. д., чтобы выглядеть контрастно на общем темном фоне. Интересно, что многие ночные насекомые обладают цветовым зрением и хорошо различают не только яркость, но и оттенки.

Цветки привлекают насекомых не только внешним видом, но и запахом. Обычно для этого выделяются эфирные масла, которые представляют собой сложную

смесь различных органических соединений (спирты, фенолы, альдегиды, эфиры терпены и т. д.). Все эфирные масла летучи, им свойствен резкий и чаще всего приятный запах.

Среди составных компонентов наиболее распространены монотерпены ($C_{10}H_{16}$), причем как алифатические, так и циклические. Примером алифатических (ациклических) является *линалоол* (рис. 302), который придает цветкам ландыша характерный запах. Близкие по химическому строению к линалоолу *гераниол*, *цитронеллол* и *нерол* обеспечивают запах цветкам розы. *Коричный спирт* определяет запах гиацинта, кетон *пармон* – фиалки, смесь из *линалоола*, *индола*, *бензилацетата* и *жасмона* – жасмина и т. д.

Эфирные масла широко используются человеком в парфюмерной промышленности и в медицине. Наиболее известно в этом отношении розовое масло, для производства которого выращиваются обширные плантации роз. Примерно 80% всего объема розового масла получается из одного вида – Rosa damascena, причем для получения одного килограмма масла необходимо переработать 35 млн. розовых лепестков.

Установлено, что у насекомых обоняние развито очень хорошо, они способны различать запахи, даже если концентрация летучего вещества в воздухе крайне мала (более подробно об этом рассказано в разделе, посвященном насекомым), поэтому насекомые легко находят цветки. Поскольку отдельные части цветка источают разные запахи, насекомые легко их определяют и более легко ориентируются в цветке.

Отдельно следует выделить растения, цветки которых выделяют вещества, напоминающие половые аттрактанты насекомых. Напоминаем, что аттрактанты –

$$(H_3C)_2C{=}CH{-}CH_2{-}CH_2{-}C(OH)(CH_3){-}CH{=}CH_2$$

Рис. 302. *Линалоол*

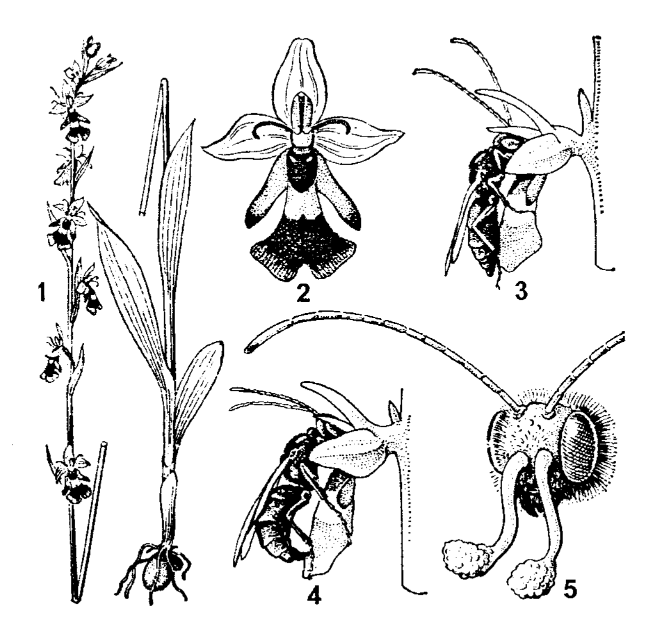


Рис. 303. *Опыление офриса насекомоносного (Ophrys insectifera): 1 – общий вид растения; 2 – цветок; 3, 4 – оса в процессе псевдокопуляции; 5 – голова осы с прикрепившимися к ней поллинариями (по В. Н. Гладковой)*

это те вещества, которые выделяют самки насекомых в период размножения для привлечения самцов. Прилетевшие на запах возбужденные самцы пытаются копулировать с цветком (который вдобавок ко всему еще имеет форму насекомого) и при этом покрываются пыльцой, которую они потом переносят на другой цветок. Такие адаптации выработали некоторые орхидные, опыляемые одиночными перепончатокрылыми (рис. 303).

Таким образом, у растений имеется *дальняя сигнализация*, стимулирующая *прилет* опылителя, и *ближняя сигнализация*, стимулирующая *посещение* опылителем цветка. Однако у разных насекомых дальняя и ближняя сигнализация воспринимается разными органами чувств. Например, у дневных опылителей прилет стимулируется внешним видом цветка, его размерами, окраской, формой, определяемыми зрительно, тогда как у ночных насекомых фактором дальнего привлечения является запах. Например, цветки душистого табака

опыляются ночными бабочками. Поэтому они днем закрыты, а ночью распускаются и усиливают аромат. Запах привлекает издалека не только ночных насекомых, но и многих дневных. В особенности это относится к цветкам, которые источают запах гниющего мяса или экскрементов (например, раффлезии, аронники, стапелии). Такие цветки привлекают тучи мух, которые и опыляют цветки.

Как мы уже говорили, растения вырабатывают морфологические адаптации, которые обеспечивают попадание пыльцы на опылителя. Обычно строение цветка таково, что, добираясь до желанного нектара, опылитель покрывается пыльцой. Перелетая затем на другие цветки, он трется измазанным телом о рыльце, и пыльцевые зерна прилипают к нему. Нередко цветок при этом имеет очень сложное строение и вынуждает насекомое проделать движения, необходимые для попадания на него пыльцы (рис. 304).

Тесное и взаимовыгодное сотрудничество насекомых и покрытосеменных оказалось чрезвычайно плодотворным. Поэтому в настоящее время цветковые доминируют в царстве растений и имеют самое значительное видовое разнообразие. Это же относится и к насекомым, численность видов которых значительно превышает количество видов всех остальных животных, вместе взятых.

Орнитофилия, т. е. перенос пыльцы птицами-опылителями, распространена менее широко, чем энтомофилия. Чаще всего опыление производят мелкие птицы, такие как колибри (рис. 305) и цветочницы в Америке, нектарницы, белоглазки и медососы в Евразии, гавайские цветочницы. Такие птицы обычно собирают нектар в полете, для чего они зависают в воздухе наподобие бабочек-бражников (размеры колибри могут быть даже меньше крупных бабочек) и исследуют цветки с помощью очень длинного клюва. Если цветок крупный, то птица попросту садится на него. Опылителями могут быть и довольно крупные птицы, например попугаи лори, обитающие в тропической Азии. У этих

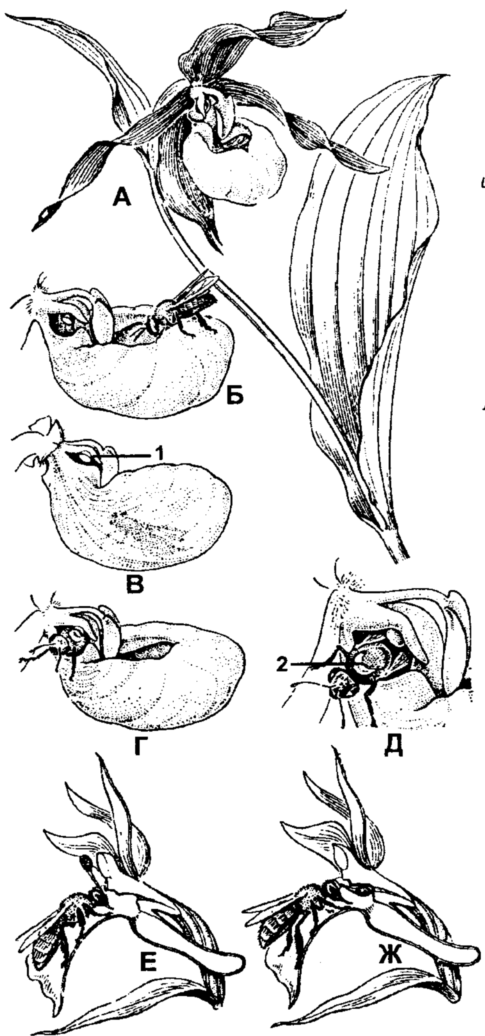


Рис. 304. *Опыление орхидных. Башмачок настоящий (Cypripedium calceolus): А – верхушка побега; Б – насекомое садится на край губы и соскальзывает внутрь ее; В – насекомое ползет в направлении «окон» (1 – комок пыльцы – поллиний); Г – голова насекомого показалась из узкого отверстия, расположенного вплотную к пыльнику; Д – насекомое с комком липкой пыльцы (п) на спинке. Пальчатокоренник остистый (Dactylorhiza aristata): Е – насекомое извлекает поллиний; Ж – насекомое вводит поллиний, наклонившийся во время полета, в рыльцевую ямку (по В. Н. Гладковой)*

попугаев очень своеобразный язык – его кончик представляет собой кисточку, с помощью которого птица поглощает нектар. Нектар орнитофильных растений гораздо более жидкий, чем у энтомофильных (содержание сахара всего около 5%), но его образуется очень много.

Орнитофилия в основном распространена у тропических и экваториальных растений, однако встречается и у растений умеренного климата. Систематическое положение их различно – они относятся как к двудольным (миртовые, бобовые, вересковые и др.), так и к однодольным (банановые, лилейные, бромелиевые и др.).

Зоофилия как биотический способ опыления встречается наименее часто. Из позвоночных животных больше всего опылителей среди летучих мышей (опыление ими называется *хироптерофилией*). Летучими мышами в основном опыляются древесные растения, гораздо реже травянистые. Большая часть таких растений принадлежит к двудольным (баобабовые, миртовые, бобовые и др.), но есть и однодольные (некоторые агавы и бананы). Они образуют хорошо заметные крупные цветки или соцветия со свисающими прочными и длинными цветоножками, на которые садятся летучие мыши. Для привлечения опылителей растение выделяет много слизистого нектара и пыльцы, вдобавок к этому цветки источают затхлый запах, имитирующий пахучие выделения самих летучих мышей.



Рис. 305. *Орнитофилия. Перекрестное опыление с помощью колибри (по А. Н. Пономареву)*

Летучие мыши являются не единственными позвоночными-опылителями, наряду с ними эту функцию выполняют и другие животные, причем нелетающие. Среди них можно назвать представителя сумчатых хоботноголового кускуса (рис. 306). Это древесное животное ведет ночной образ жизни и питается нектаром и пыльцой. В Австралии, кроме кускуса,



Рис. 306. *Опыление с помощью нелетающих млекопитающих. Хоботноголовый кускус (Tarsipes spencerae) на ветви опыляемого растения (по А. Н. Пономареву)*

имеются и другие сумчатые опылители, а также некоторые грызуны. На Мадагаскаре цветки опыляют некоторые лемуры, а в Южной Африке – грызуны. Растения, опыляемые нелетающими позвоночными, образуют крупные и прочные цветки или соцветия, которые выделяют много нектара и источают сильный аромат.

В настоящее время позвоночными животными опыляются цветки лишь немногих растений, однако по мнению американских исследователей **Питера Рейвена** (зоолога) и **Роберта Зюсмана** (ботаника) в третичный период зоофилия была широко распространена. Поэтому имеются все основания считать, что привлечение для опыления летающих насекомых с их некрупными размерами (энтомофилия) более целесообразно.

Среди абиотических факторов (т.е. факторов неживой природы) перенос пыльцы с тычинок на рыльца осуществляют ветер и вода, в связи с чем различают *анемофилию* и *гидрофилию*.

Анемофилия представляет собой опыление ветром. Полагают, что этот способ опыления носит вторичный характер, а предки таких растений опылялись насекомыми. Ветропыляемых растений меньше, чем энтомофильных, среди них имеются как древесные, так и травянистые формы. Относительная доля анемофильных растений выше у однодольных. Среди их особенностей следует отметить более частую раздельнополость, в частности, по сведениям **Куглера**, в Средней Европе только 1% энтомофильных растений имеют раздельнополые цветки, тогда как у анемофильных – 33%. Другим свойством является частая дихогамия (особенно протогиния). Считается, что ветроопыляемые растения производят больше пыльцы (см. табл. 5), однако многие исследователи (в частности, этот вопрос изучал немецкий ученый **Франц Поль**) ставят это под сомнение, поскольку многие энтомофильные растения в расчете на относительную массу продуцируют ее не меньше, просто они не рассеивают ее в воздух, что создает иллюзию меньшего количества.

Пыльца ветроопыляемых растений должна быть сыпучей, что обеспечивается отсутствием на поверхности

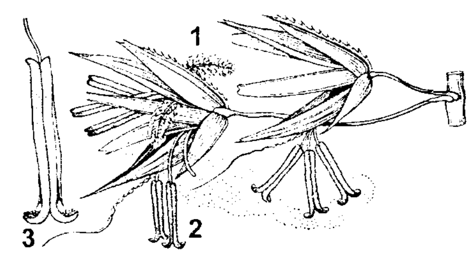


Рис. 307. *Ветроопыление у злака райграса высокого (Arrhenatherum elatius): 1 – перистые рыльца; 2 – пыльники на длинных тычиночных нитях; 3 – начало вскрывания пыльников (по А. Н. Пономареву и соавт.)*

пыльцевых зерен клейких веществ (рис. 307). Кроме того, у них тонкая наружная оболочка (экзина), поэтому такая пыльца быстро высыхает и погибает. Например, пыльца злаков, цветущих в послеполуденное время при высокой температуре и низкой влажности воздуха (например, пырей ползучий, ячмень короткоостый, кострец безостый, житняк гребенчатый и др.), утрачивает способность к прорастанию уже через три – пять минут. Чтобы обеспечить опыление максимального количества цветков, у таких растений выработалась способность к *взрывному цветению*. При этом пыльца одномоментно выбрасывается в воздух из цветков всей популяции в течение очень короткого времени (несколько минут), после чего наступает пауза (от 30 минут до трех часов), в течение которой цветки остаются закрытыми. Такие циклы повторяются несколько раз.

Основные различия между энтомофильными и анемофильными цветками приведены в табл. 4.

Гидрофилия представляет собой перенос пыльцы на рыльце при помощи окружающей растение воды. Такой способ опыления встречается редко, поскольку у большинства водных покрытосеменных цветки располагаются над водой и их пыльца переносится либо насекомыми, либо ветром.

Опыление в воде может осуществляться двумя путями. При первом из них цветки распускаются в толще воды и пыльца по ней попадает на рыльце. Так происходит у взморников, болотников, роголистников и некоторых других водных покрытосеменных. Характерной особенностью таких растений является необычная морфология пыльцевых зерен – у них из оболочек остается только

Таблица 4

Основные различия между энтомофильными и анемофильными цветками

(по Н. Грину и соавт., с изменениями и дополнениями)

Характерные признаки энтомофильных цветков	Характерные признаки анемофильных цветков
Крупные яркоокрашенные лепестки делают цветки хорошо заметными. Если цветки относительно невзрачны, то они могут быть собраны в соцветия	Мелкие лепестки, не имеющие яркой окраски (обычно зеленые), или же лепестков нет, так что цветки малозаметны
Издают запах	Лишены запаха
Нектарники имеются	Нектарников нет
Маленькое рыльце, не выступающее из цветка и секретирующее клейкое вещество, к которому прилипает пыльца	Крупное многолопастное и перистое рыльце свешивается из цветка наружу, чтобы захватить пыльцу
Тычинки заключены в цветке	Тычинки свешиваются из цветка наружу, так что пыльца высыпается
Пыльники неподвижные: они прикреплены к тычиночным нитям своим основанием или сращены с нитями дорсальной поверхностью	Пыльники подвижные: они прикреплены к кончикам тычиночных нитей только в своих средних точках, так что свободно раскачиваются ветром
Часто производят меньше пыльцы	Часто производят больше пыльцы, поскольку ее потери очень велики
Пыльцевые зерна относительно тяжелые и крупные. Шипики на стенках и клейкость способствуют прикреплению к телу насекомого	Пыльцевые зерна относительно легкие и мелкие, с сухими, часто гладкими стенками
Строение цветка часто усложненное, приспособлено к переносу пыльцы определенными насекомыми	Строение цветка относительно простое
Расположение и время появления цветков по отношению к листьям варьируют, хотя часто цветки возвышаются над листьями, что делает их более заметными	Цветки расположены значительно выше листьев благодаря длинным стеблям (например, у злаков) или появляются до развития листьев

внутренняя (интина), тогда как наружная (экзина) практически редуцируется. Кроме того, у многих из них пыльцевые зерна имеют нитевидную форму, повышающую их плавучесть. Вероятность попадания пыльцы на рыльце при гидрофилии очень мала. Поэтому такие растения преимущественно размножаются вегетативно.

У других водных растений опыление происходит иначе. Цветки у них распускаются не только в толще воды, но и на ее поверхности. При соприкосновении мужских и женских цветков пыльца попадает на рыльце и прорастает. Кроме того, на рыльце может попасть пыльца, которая плавает на поверхности воды. Вероятность опыления в этом случае значительно выше, чем у растений предыдущего типа, поэтому семена у них образуются чаще. Таким способом опыляются цветки известных аквариумистам водных растений – валлиснерии (рис. 308), элодеи, руппии и некоторых других.

У разных растений пыльца неодинаково жизнеспособна. Как мы уже говорили раньше, у послеполуденных злаков пыльца в жару сохраняет способность прорастать очень недолго (три – пять минут), причем даже в оптимальных условиях этот период также невелик (например, у ячменя не более суток). Однако у многих растений жизнеспособность пыльцевых зерен может быть очень высокой (табл. 5).

Проблема увеличения периода жизнеспособности пыльцы очень актуальна для селекционеров, поскольку для получения желаемых качеств у выводимого растения им нередко приходится гибридизировать сорта, которые цветут в разное время года.

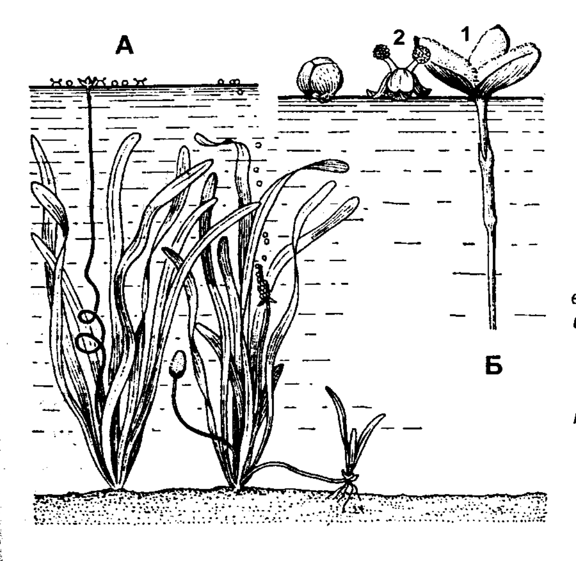


Рис. 308. *Гидрофилия у валлиснерии (Vallisneria spiralis): А – общий вид двудомной валлиснерии (женское и мужское растение); Б – опыление у валлиснерии, совершающееся на поверхности воды (1 – женский цветок; 2 – мужской цветок) (по А. Н. Пономареву и соавт.)*

Таблица 5

Длительность сохранения жизнеспособности пыльцы растений (в днях)
(по В. Х. Тутаюк)

Растения	Абсолютная сухость воздуха	Оптимальные условия сохранения
Лилия	60 – 65	140
Тюльпан	37	108
Пион	65	150
Лещина	40	65
Смородина красная	35	117
Яблоня, груша	70	210
Черешня, вишня	30	100
Слива	180	220
Люпин	50	115
Подсолнечник	–	1 год
Финик	–	10 лет

Оплодотворение

Итак, мы выяснили способы попадания пыльцы на рыльце, однако независимо от этого пыльцевые зерна должны удержаться. Для этого на рыльце часто выделяется клейкая жидкость, к которой прилипает пыльца. Между тем у многих растений рыльца остаются сухими и на них пыльца удерживается за счет неровностей на поверхности.

После попадания пыльцы на рыльце начинается новый этап – прорастание пыльцевого зерна, причем прорастают только совместимые (хотя на рыльце в принципе может оказаться пыльца самых разных видов). Обычно это происходит, когда семязачатки уже полностью сформированы и готовы к оплодотворению. Вначале происходит набухание оболочки пыльцевого зерна, при этом из оболочки (главным образом из интины) выделяются белки (гликопротеиды) и взаимодействуют с рыльцем. Если пыльца несовместима, то вокруг ее зерен образуется чехол из каллозы, которая препятствует разрыву оболочки и дальнейшему развитию пыльцевой трубки. Иногда пыльца все же прорастает, но вскоре рост пыльцевой трубки прекращается, и она не доходит до семязачатка.

У совместимых пыльцевых зерен после взаимодействия белков оболочки с рыльцем активизируются ферменты, из-за чего экзина прорывается в области борозды или поры прорастания и начинает формироваться пыльцевая трубка (рис. 309). Для ее нормального роста необходимы некоторые соединения (сахароза, различные ионы и др.), которые пыльцевая трубка вероятнее всего поглощает из тканей рыльца и столбика через многочисленные плазмодесмы в своей стенке. Поэтому пыльцевую трубку можно считать гаусторией.

Растущая пыльцевая трубка сначала проникает в рыльце и через столбик движется по направлению к завязи, где находится семязачаток. Рост трубки осуществляется на ее кончике, где физиологические процессы наиболее активны. Цитоплазма в этой области имеет высокую плотность и насыщена биологически активными веществами (ферменты, гормоны), там находятся много митохондрий, синтезирующих необходимое количество АТР. Там же происходит выделение (возможно, и синтез) компонентов стенки трубки. Кончик трубки защищен небольшим колпачком, предохраняющим его от повреждений в процессе роста. Перемещение пыльцевой трубки сквозь ткани столбика осуществляется либо по межклетникам, либо по пектиновым слоям оболочек клеток. Для облегчения прохождения трубка выделяет ферменты, которые разрыхляют и размягчают компоненты оболочек клеток и их срединных пластинок. Кроме того, установлено, что развитие пыльцевой трубки вызывает деполяризацию плазматических мембран клеток рыльца, после чего волна возбуждения распространяется по направлению к завязи. Полагают, что таким образом завязь с находящимися там семязачатками получает сигнал о развитии мужского гаметофита и перестраивает свой метаболизм для скорого оплодотворения.

В растущую пыльцевую трубку из пыльцевого зерна перемещается ядро клетки-трубки, а также генеративная клетка (если она еще не поделилась) или спермии (если это деление уже произошло). Оказавшись в трубке, генеративная клетка (если она есть) вскоре делится,

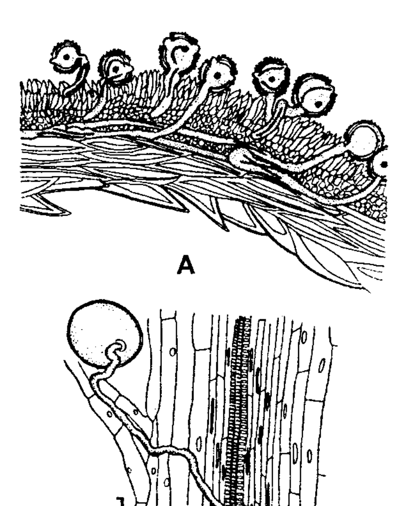


Рис. 309. *Прорастание пыльцы на рыльце: А – у кок-сагыза (по Поддубной-Арнольди); Б – у кукурузы (по Коробовой)*

образуя два спермия, которые не имеют жгутиков и потому не способны к самостоятельному движению (рис. 310). Постепенно все они достигают кончика пыльцевой трубки, при этом чаще всего впереди движется ядро клетки-трубки, а за ним – спермии.

Обычно развитие пыльцевой трубки происходит тогда, когда семязачатки в завязи уже сформировались. Но у некоторых растений (например, у цитрусовых) развитие семязачатков продолжается вплоть до оплодотворения. Наконец у некоторых орхидных семязачатки в завязи до опыления вообще отсутствуют и образуются только после прорастания пыльцевой трубки (рис. 311) (если опыление не произойдет, то они не появятся вовсе).

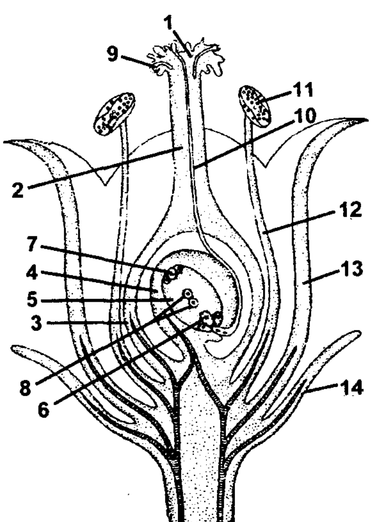


Рис. 310. *Схема двойного оплодотворения: 1 – рыльце; 2 – столбик; 3 – завязь; 4 – семяпочка; 5 – зародышевый мешок; 6 – яйцевой аппарат; 7 – антисоды; 8 – два полярных ядра; 9 – прорастающее на рыльце пыльцевое зерно; 10 – пыльцевая трубка – на кончике виднеются два спермия; 11 – пыльник; 12 – тычиночная нить; 13 – венчик; 14 – чашечка (по В.Х. Тутаюк)*

Рис. 311. *Пыльцевая трубка входит в семязачаток с археспориальной клеткой у орхидеи (Cypripedium insigne) (по Поддубной-Арнольди)*

Достигнув завязи, пыльцевая трубка проникает внутрь одного из находящихся там семязачатков. В подавляющем большинстве случаев это происходит через микропиле, что называется *порогамией* (*греч.* poros – проход, отверстие, gamos – брак), или *акрогамией* (*греч.* akros – самый высокий, gamos – брак). У относительно немногих растений с упрощенными цветками трубка проникает в семязачаток, минуя микропиле, который при этом не функционирует и может даже зарастать. Такой способ проникновения называется *апорогамией*, которая бывает двух типов – мезогамия и халазогамия. Проникновение трубки через боковую стенку (между микропиле и халазой) называется *мезогамией*, если же трубка проникает в нуцеллус семязачатка через халазу, то это называется *халазогамией*, или *базигамией*. Мезогамия встречается, например, у вяза, тыквы, манжетки и др., а халазогамия у березовых и ореховых. Поскольку в семязачатках таких растений имеется микропиле (хоть и не функционирует), считается, что апорогамия носит вторичный характер и происходит от порогамии в ходе специализации.

Проникнув в семязачаток, пыльцевая трубка направляется к яйцевому аппарату. В случае порогамии (проникновение через микропиле) трубка проникает в одну из синергид и освобождает спермии. Иногда охватываются обе синергиды или, очень редко (например, у некоторых орхидных), трубка минует синергиды. Как мы помним, в результате деления генеративной клетки мужского гаметофита образуется два безжгутиковых спермия (напоминаем, что доставку неподвижных мужских гамет у семенных растений осуществляет пыльцевая трубка). Оказавшись в цитоплазме клетки-синергиды, спермии подвергаются воздействию гидролитических ферментов, которые разрушают их стенки и цитоплазму, оставляя неповрежденными ядра. При этом синергида погибает,

а ядра обоих спермиев выходят в пространство между яйцеклеткой и центральной клеткой. Затем один из спермиев сливается с яйцеклеткой, при этом образуется зигота. Другой спермий сливается с полярными ядрами центральной клетки, образуя триплоидное ядро (рис. 312). При этом полярные ядра могут слиться до встречи с ядром спермия или одновременно со слиянием с ядром спермия (т. е. все три ядра сливаются одновременно). В последующем зигота дает начало зародышу, а из триплоидной центральной клетки образуется ткань эндосперма (*греч.* endon – внутри, sperma – семя).

Время от опыления (попадания пыльцевого зерна на рыльце) до оплодотворения (слияние гамет) у разных цветковых неодинаково и варьирует в широких пределах. Быстрее всего оплодотворение наступает у сложноцветных – от нескольких минут до полутора часов (например, у кок-сагыза через 15 минут после опыления). У груши и яблони – через пять суток, у некоторых березовых – через один – четыре месяца, а у некоторых дубов оплодотворение наступает так же поздно, как и у голосеменных – через 12 – 14 месяцев. На скорость роста пыльцевых трубок и наступление оплодотворения активно влияют факторы внешней среды. Например, при повышении влажности и понижении температуры эти процессы замедляются и оплодотворение происходит позже, нежели при пониженной влажности и более высокой температуре.

Механизм оплодотворения у цветковых растений был открыт выдающимся отечественным цитологом и эмбриологом растений **С. Г. Навашиным** (1898) в ходе исследования эмбриогенеза рябчика и лилии и получил название *двойного оплодотворения*. Однако сам термин «двойное оплодотворение» нельзя считать корректным, поскольку понятие «оплодотворение» подразумевает слияние мужской и женской гамет с образованием зиготы, из которой в дальнейшем развивается зародыш. При оплодотворении семязачатка цветковых на самом деле **оплодотворяется лишь одна только яйцеклетка и образуется только одна зигота.** Соответственно этому развивается **один (а не два) зародыш.** Слияние второго спермия с полярными ядрами и образование триплоидной

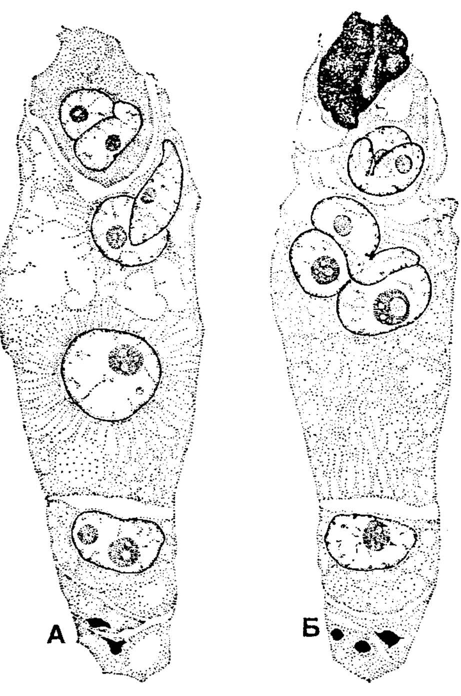


Рис. 312. *Двойное оплодотворение в зародышевом мешке гусиного лука Хомутовой (Gagea chomutoviae):*
А – в лицевом аппарате на срезе зародышевого мешка, изображенного на этом рисунке, оказалась лишь одна яйцеклетка. В ней в тесном контакте с ее ядром находится удлиненный меньший спермий. В центральной клетке более крупный спермий лишь одним своим концом вступил в контакт с верхним полярным ядром; нижнее полярное ядро находится еще в нижней части центральной клетки. Еще ниже видны три антиподы: одна с нормальным ядром, две нижние с дегенерирующими ядрами; Б – несколько более поздний момент двойного оплодотворения: темная масса в яйцевом аппарате – разрушенная синергида, через которую прошло содержимое пыльцевой трубки; справа от нее – небольшая часть целой синергиды, слева – яйцеклетка. В яйцеклетке в контакте с ее ядром изогнутый меньший спермий. В центральной клетке контакт трех ядер: спермий имеет вид удлиненного ядра, у которого левый конец вздулся вследствие поглощения воды (гидратации), слева верхнее полярное ядро, справа овальное и более крупное нижнее полярное ядро. Внизу антиподы такие же, как на фигуре А (увел. 770) (рисунки и текст И. Д. Романова)

центральной клетки нельзя считать оплодотворением в строгом понимании этого термина, поскольку в процессе не участвует яйцеклетка и, соответственно, не образуется зигота. Поэтому термин «двойное оплодотворение» следует считать скорее традиционным, нежели строгим.

В оплодотворении семязачатка участвуют спермии только одного пыльцевого зерна, несмотря на то, что к рыльцу обычно пристает значительное количество пыльцы и прорастает много пыльцевых трубок. Однако большинство из них вскоре прекращает свой рост и пыльцевые трубки чаще всего не доходят до семязачатка.

Развитие семени

После оплодотворения происходят значительные физиологические изменения растительного организма. Перераспределяются питательные и биологически активные вещества (в первую очередь, фитогормоны). Большая часть их направляется к завязи, где морфологические и физиологические преобразования идут наиболее быстро.

Оплодотворенный семязачаток развивается в семя. При этом зигота дает начало зародышу, триплоидная центральная клетка – эндосперму, из интегументов образуется семенная кожура, а из стенок завязи цветка – стенки плода. Рассмотрим эти процессы.

Развитие зародыша

Зигота некоторое время (у разных видов от нескольких часов до нескольких месяцев) остается в состоянии покоя. В это время синтезируется много РНК, увеличивается объем цитоплазмы и заметно утолщается оболочка. Клеточные компоненты в яйцеклетке (а затем, соответственно, и в зиготе) распределены неодинаково: ядро смещено к халазе, а к микропиле обращена крупная вакуоль, которая затем исчезает после преобразования яйцеклетки в зиготу. Такая полярность весьма важна при последующем делении зиготы для правильной ориентации зародыша в зародышевом мешке.

Первое деление зиготы происходит после того, как поделилась центральная клетка и образовались несколько клеток эндосперма. Оно осуществляется в экваториальной плоскости (перпендикулярно оси поляризации зиготы), при этом образуются две клетки: более крупная, обращенная к микропиле, называемая *суспензором* (*лат.* suspensus – подвешенный), или *подвеском*, и меньшая, обращенная к халазе, из которой в последующем непосредственно разовьется зародыш. Так возникает двухклеточный *предзародыш* – *проэмбрио* (рис. 313). Обращаем внимание читателя на то, что клетки предзародыша цветковых растений разделены клеточными

стенками, в отличие от начальных стадий развития голосеменных, у которых после первых делений зиготы ядра находятся в общей цитоплазме (исключением является пион, у которого, как и у голосеменных, вначале образуются свободные ядра).

Клетка подвеска несколько раз делится в одной плоскости (той же, что и при первом делении зиготы). В результате возникает цепочка клеток (которая, собственно, и является подвеском). Удлиняющийся подвесок вдавливает зародыш в ткань эндосперма (о его развитии мы расскажем позже) и снабжает зародыш питательными веществами, которые подвесок извлекает из окружающих тканей нуцеллуса и интегумента, т. е. он является гаусторией. Кроме того, клетки подвеска синтезируют биологически активные вещества, например фитогормоны.

Более мелкая клетка предзародыша делится два раза в плоскости, противоположной первому делению зиготы, образуя четыре клетки – *квадрант*. Клетки квадранта синхронно делятся еще раз, в результате чего образуются восьмиклеточная структура – *октант*, клетки которой *морфологически сходны, но уже генетически*

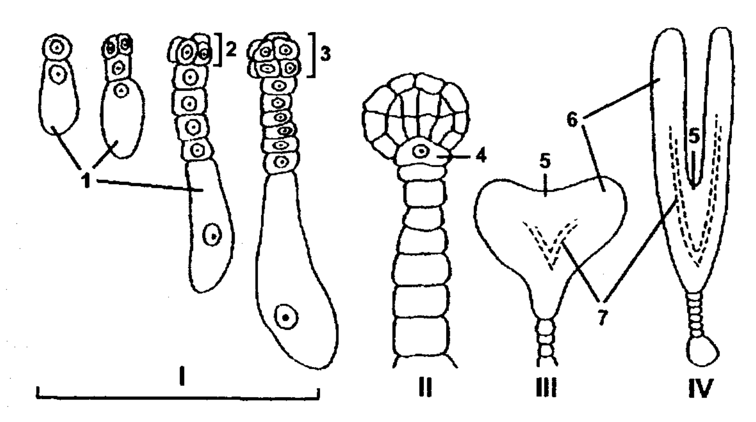


Рис. 313. *Основные фазы развития зародыша пастушьей сумки: I – проэмбрио; II – глобулярная фаза; III – сердцевидная фаза; IV – фаза торпедо; 1 – суспензор; 2 – квадрант; 3 – октант; 4 – гипофиза; 5 – апекс зародышевого побега; 6 – семядоли; 7 – прокамбий (по В. В. Полевому, с изменениями и дополнениями)*

детерминированы в различные структуры зародыша. Из четырех дистальных клеток, более удаленных от подвеска, разовьются апекс побега и семядоли, а из четырех проксимальных клеток, расположенных ближе к подвеску, в дальнейшем возникнет подсемядольное колено (стебелек, или гипокотиль) и базальная часть корня. Заложение корневого зачатка (корневого полюса) инициирует клетка подвеска, примыкающая к зародышу, она называется *гипофизой.* У некоторых растений ближайшие к октанту клетки подвеска также входят в состав зародыша – из них образуется дистальная часть зародышевого корешка (его апекс).

После деления клеток октанта фаза проэмбрио сменяется следующей – *глобулярной фазой* (ее еще называют шарообразной), в ходе которой происходит разделение зачатков протодермы (ее впоследствии образуют наружные клетки глобулы) и первичной коры с осевым цилиндром (клетки, расположенные внутри глобулы). В этот период развивающийся зародыш нуждается в фитогормоне цитокинине, который поступает в основном из эндосперма.

В следующей фазе закладываются зачатки семядолей. При этом в верхней части зародыша клетки, расположенные по его бокам, делятся гораздо интенсивнее, чем в центре (из центральных клеток затем образуется апекс зародышевого побега), в результате чего сам зародыш приобретает форму сердца. Поэтому данная фаза носит название *сердцевидной.* Для ее нормального прохождения зародышу необходимы цитокинин, индолил-3-уксусная кислота и аденин.

В *торпедовидной фазе* (фазе торпедо) происходит усиленный рост клеточной

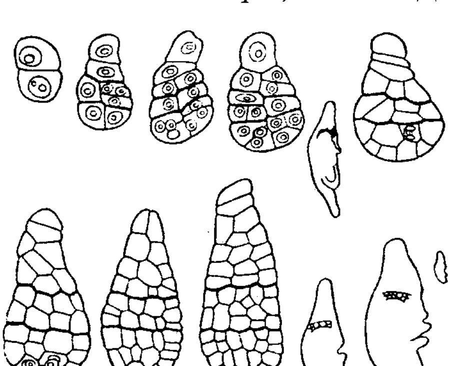


Рис. 314. *Развитие зародыша однодольного растения (по Гуигнарду)*



Рис. 315. *Зародыши покрытосеменных:*
А – двудольные; Б – однодольные;
1 – семядоля; 2 – почечка; 3 – гипокотиль;
4 – корень
(по Н. А. Комарницкому и соавт.)

массы зачатков семядолей. У двудольных покрытосеменных в семядолях откладывается запас питательных веществ, постепенно они становятся не просто самыми крупными структурами семени, но и заполняют его почти целиком. Менее интенсивно, чем семядоли, растет *гипокотиль* (так называется зародышевый стебелек, т. е. часть зародыша между семядолями и зародышевым корешком). Определяется промеристема корня, а подвесок разрушается. Кроме цитокинина на этой стадии необходим другой фитогормон – гиббереллин, который стимулирует рост гипокотиля. После этого наступает фаза созревания семени.

Выше мы описали развитие зародыша двудольных. У однодольных этот процесс имеет ряд особенностей. В частности, у них отсутствует глобулярная фаза и редуцируется одна из семядолей. Когда зародыш приобретает билатеральную симметрию, клетки, расположенные на дорзальной поверхности, делятся более интенсивно, чем на вентральной и в апикальной части. Из-за этого зародыш изгибается и точка роста занимает боковое положение. Сохранившаяся единственная семядоля при этом закладывается терминально (рис. 314).

Поскольку зародыши двудольных и однодольных развиваются неодинаково, у них в строении имеется немало различий (рис. 315).

Развитие эндосперма

У всех покрытосеменных эндосперм образуется из триплоидной центральной клетки. В отличие от зиготы,

центральная клетка не претерпевает периода покоя и вскоре после слияния с ядром спермия приступает к делению. Развитие эндосперма у разных представителей цветковых растений идет неодинаково, поэтому следует выделить три наиболее общих типа: нуклеарный (ядерный), целлюлярный (клеточный) и гелобиальный (промежуточный, или базальный).

При *нуклеарном* способе развития эндосперма вначале происходит многократное деление триплоидного ядра центральной клетки, не сопровождаемое разделением цитоплазмы (рис. 316). В результате образовавшиеся многочисленные ядра располагаются в общей цитоплазме, занимая периферическое (пристеночное) положение. Этот процесс сопровождается ростом клетки и накоплением в ней питательных веществ. В редких случаях эндосперм сохраняет неклеточное строение и в зрелом семени, однако обычно клеточные стенки со временем все же образуются, хотя и со значительным опозданием. Нуклеарный тип характерен для многих семейств двудольных – маковых, лютиковых, гвоздичных, кактусовых, гречишных и многих других, а также для некоторых однодольных.

При *целлюлярном* (*клеточном*) типе развития эндосперма образование клеточных перегородок происходит сразу же после каждого деления ядра и, в отличие от нуклеарного типа, свободные ядра в общей цитоплазме не образуются (рис. 317). Среди двудольных целлюлярный тип характерен для большинства представителей магнолиевых, колокольчиковых, сложноцветных и др. Среди однодольных – у аронниковых и рясковых.

Гелобиальный (*промежуточный*, или *базальный*) тип развития эндосперма начинается с того, что оплодотворенная центральная клетка делится на две клетки неравной величины: бо́льшую – микропилярную и ме́ньшую – халазальную (рис. 318). Халазальная клетка после этого обычно не делится и функционирует как гаустория. Ядро микропиллярной клетки делится несколько раз, образуя ряд свободных ядер, погруженных в общую цитоплазму. Позднее, когда ядер становится достаточно много, образуются клеточные стенки,

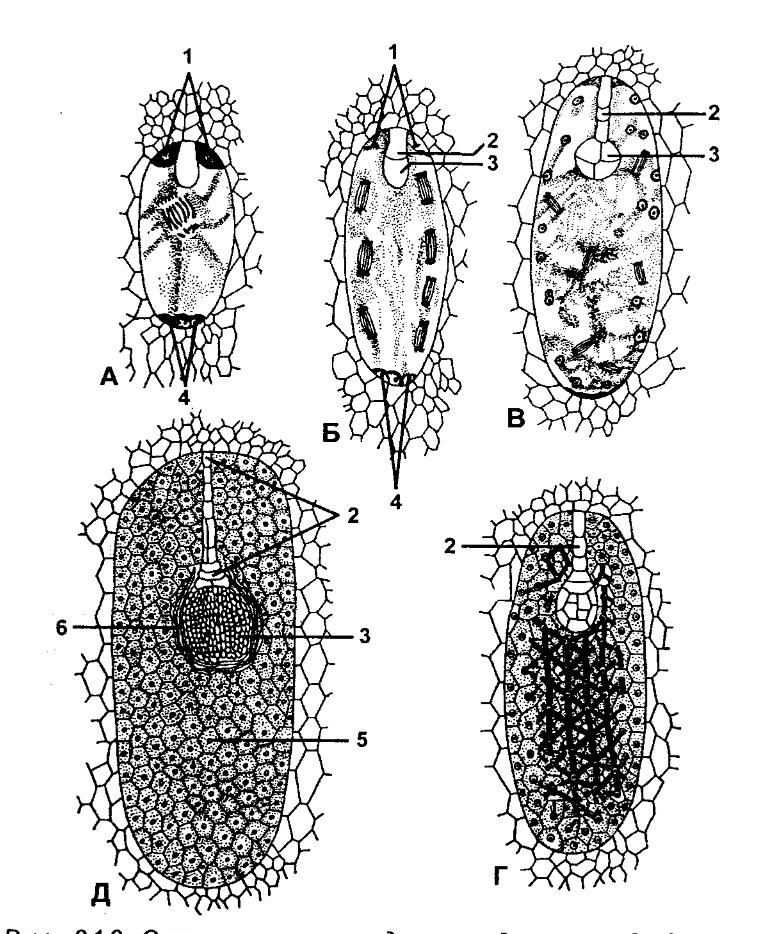


Рис. 316. *Схема развития зародыша и эндосперма у двудольных: А – В – деление ядер формирующегося эндосперма; Г, Д – сформированные зародыш и эндосперм; 1 – синергиды; 2 – подвесок; 3 – зародыш; 4 – антиподы; 5 – эндосперм; 6 – окружающие зародыш уплотненные клетки эндосперма (по В.Х. Тутаюк, с изменениями)*

разделяющие отдельные ядра с участками цитоплазмы, и эндосперм приобретает клеточное строение. Несмотря на то что этот тип развития эндосперма чаще всего называют промежуточным, этот термин не совсем корректен, предпочтительнее называть его гелобиальным (или тип Helobiae). Он характерен прежде всего для однодольных.

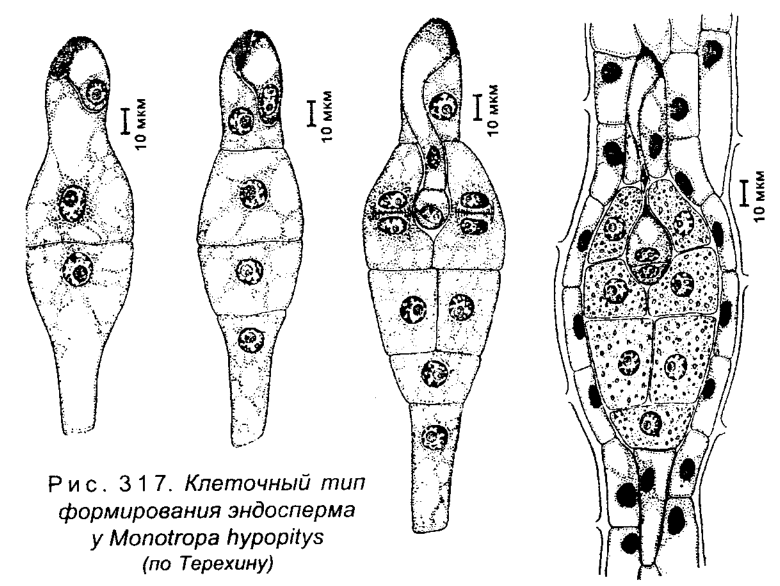


Рис. 317. *Клеточный тип формирования эндосперма у Monotropa hypopitys (по Терехину)*

Таким образом, мы видим, что эндосперм цветковых не имеет ничего общего с первичным эдоспермом голосеменных. Напомним, что у последних первичный эндосперм представляет собой гаплоидную вегетативную ткань женского гаметофита, где накапливаются питательные вещества семени. Тогда как у покрытосеменных эндосперм происходит из триплоидной центральной клетки, в образовании которой участвуют вторичное ядро (или полярные ядра) женского гаметофита и ядро спермия.

Дальнейшая судьба эндосперма у разных растений может быть неодинаковой. У одних он сильно разрастается и занимает большую часть семени, оттесняя на периферию маленький зародыш (рис. 319). К ним относятся злаки, ситниковые, магнолиевые и др. У других растений события идут в противоположном направлении. У них эндосперм полностью поглощается зародышем и ассимилируется в его семядолях, которые становятся самыми большими структурами зрелого семени. Так происходит у тыквенных, бобовых, сложноцветных и др. Наряду с приведенными крайними вариантами существует множество переходных форм, имеющих самое разнообразное относительное содержание эндосперма.

У большинства растений в ходе эмбриогенеза стенки мегаспорангия (нуцеллуса) разрушаются, а сам он используется для питания развивающегося зародыша. Однако у некоторых стенка сохраняется, причем в ее клетках накапливаются энергетически ценные вещества и она видоизменяется в наружную питательную ткань *перисперм*. Эндосперм при этом может не образовываться, хотя у перцевых, нимфейных, савруровых и некоторых других в семени одновременно присутствуют как эндосперм, так и перисперм. При этом задача эндосперма состоит в том, чтобы в процессе прорастания семени поглощать из перисперма питание для зародыша. Основные типы семян, различающихся по локализации запасных веществ, представлены на рис. 320.

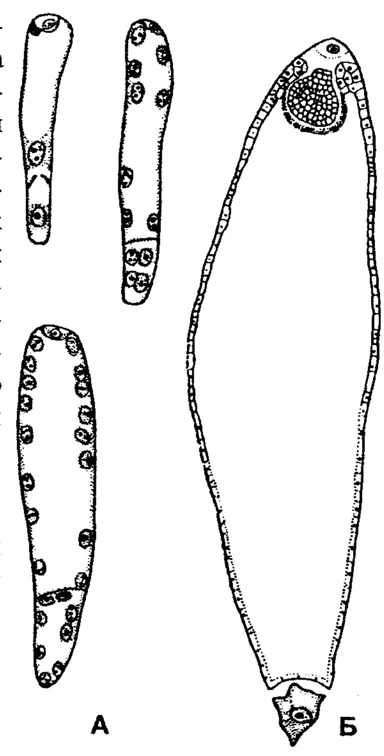


Рис. 318. *Базальный тип формирования эндосперма: А – у Eremurus himalaicus; Б – у Scheuchzeria palustris (по Стенару)*

Эндосперм и перисперм служат, главным образом, для накопления запасных веществ. У разных растений такими веществами могут быть нерастворимые формы полисахаридов (чаще всего крахмал) и белка, а также масла в различных соотношениях. Соответственно этому различают крахмалистые (пшеница, ячмень, овес и др.), белковые и масличные семена. Кроме того, в эндосперме могут присутствовать и другие вещества (например, алкалоиды, кристаллы и др.). Распределение питательных веществ в пределах эндосперма также неодинаков. Например, в семенах пшеницы под семенной

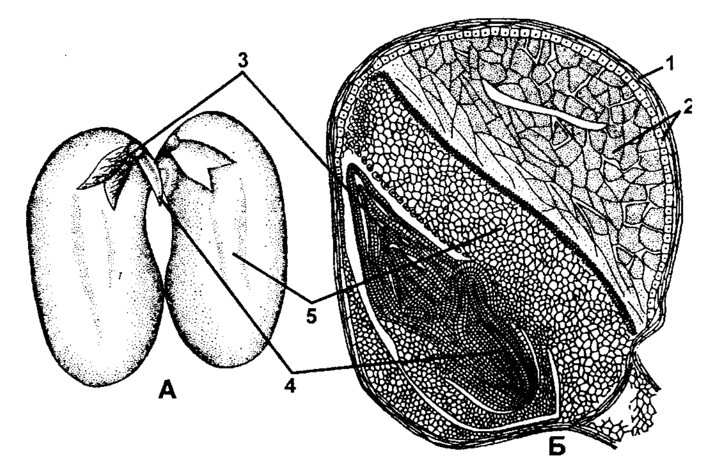


Рис. 319. *Схема строения семени с эндоспермом (у кукурузы) и семени без эндосперма (у фасоли):*
А – семя фасоли обыкновенной (Phaseolus vulgaris); Б – семя кукурузы (Zea mays); 1 – кожура семени; 2 – эндосперм с наружным алейроновым слоем, расположенным под кожурой; 3 – зародышевая почечка; 4 – зародышевый корень; 5 – семядоли (у кукурузы щиток – одна семядоля) (по В. Х. Тутаюк)

кожурой располагается слой мелких клеток, содержащих алейроновые зерна белка, а в расположенных глубже крупных клетках, кроме белка, запасается крахмал.

Развитие семенной кожуры

Покровы семени образуются из интегументов (напоминаем, что у цветковых два интегумента, тогда как у голосеменных лишь один). До оплодотворения клетки интегументов содержат большое количество питательных веществ. Однако после проникновения ядер спермиев в семязачаток эти вещества перемещаются в развивающийся зародыш и эндосперм (рис. 321). Постепенно из интегументов формируются основные ткани кожуры зрелого семени. Снаружи располагается мясистая и сочная *саркотеста*, под ней жесткая *склеротеста*, обеспечивающая кожуре механическую прочность, слой паренхимы – *паренхотеста* и ослизняющаяся *миксотеста*. Далеко

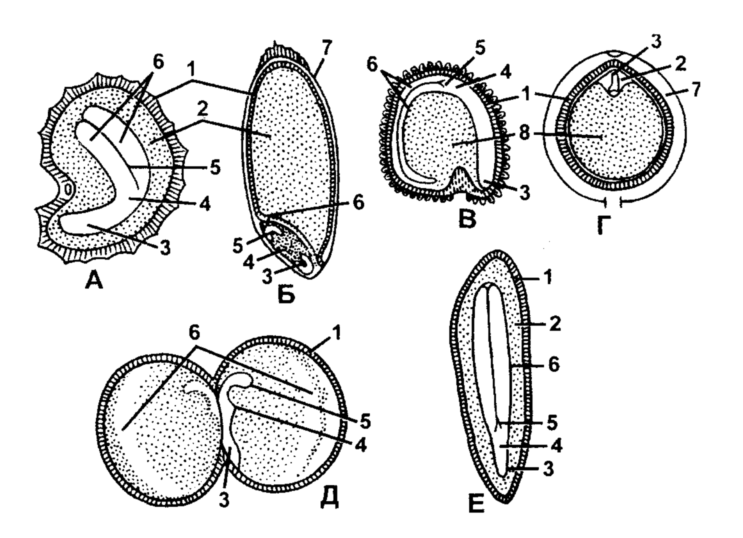


Рис. 320. *Типы семян:*
А – с эндоспермом, окружающим зародыш, – у мака (Papaver somniferum); Б – с эндоспермом, лежащим рядом с зародышем, – у пшеницы (Triticum aestivum); В – с периспермом – у куколя (Agrostemma githago); Г – с эндоспермом, окружающим зародыш, и мощным периспермом – у перца (Piper nigrum); Д – с запасными продуктами, отложенными в семядолях зародыша, – у гороха (Pisum sativum); Е – с эндоспермом и запасными продуктами, отложенными в семядолях зародыша, – у льна (Linum usitatissimum); 1 – спермодерма; 2 – эндосперм; 3 – корешок; 4 – стебелек; 5 – почечка; 6 – семядоля (3 – 6 – зародыш); 7 – околоплодник; 8 – перисперм (по В. Г. Хржановскому и соавт.)

не у всех цветковых в семенной кожуре одновременно присутствуют все эти слои, часто некоторые из них отсутствуют (рис. 322). В образовании кожуры главным образом принимает участие наружный интегумент семязачатка, тогда как внутренний интегумент почти полностью ослизняется и растворяется (рис. 323). По мере созревания семени толщина семенной кожуры увеличивается, ее ткани уплотняются и одревесневают.

Таким образом, со временем формируются все компоненты семени – зародыш, эндосперм и семенные оболочки. По мере созревания в семени снижается активность ферментов, падает содержание воды (до 5 – 10%), а запасные вещества откладываются в нерастворимой форме. Образование семени у разных растений, начиная

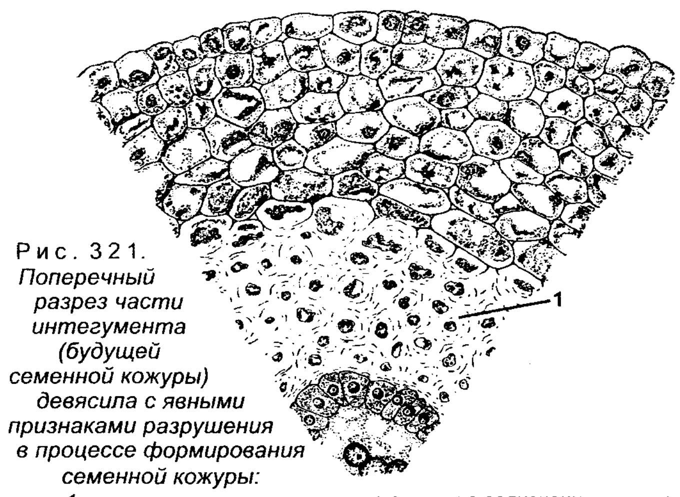


Рис. 321. *Поперечный разрез части интегумента (будущей семенной кожуры) девясила с явными признаками разрушения в процессе формирования семенной кожуры:*
1 – зона внутренних слоев, состоящих из ослизненных клеток (по В. Г. Александрову)

с момента оплодотворения, длится от 10 – 15 дней (у салата, кок-сагыза и др.) до нескольких недель (злаки, хлопчатник и др.) или месяцев (например, черный саксаул).

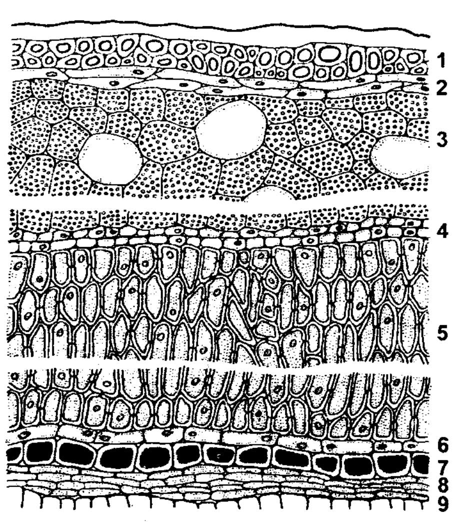
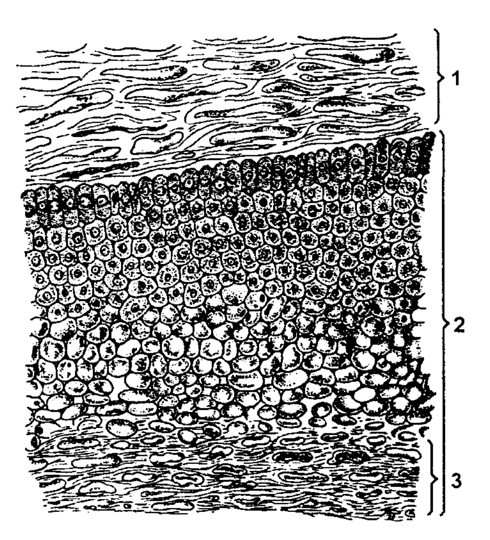


Рис. 322. *Поперечный разрез семенной кожуры магнолии крупноцветковой (Magnolia grandiflora):*
1 – эпидерма; 2 – слой уплощенных тонкостенных клеток; 3 – мясистая ткань из тонкостенных паренхимных клеток с заключенными между ними маслянистыми клетками; 4 – тонкий слой клеток; отделяющий мясистый слой от расположенного ниже каменистого слоя; 5 – слой каменистых клеток; 6 – слой тонкостенных клеток; 7 – слой клеток с темно-бурым содержимым; 8 – внутренняя эпидерма; 9 – клетки нуцеллуса (по А. П. Меликян)

Рис. 323. *Поперечный разрез семенной кожуры молодого семени голубого василька:*
1 – слои облитерированных клеток перикарпия; 2 – слои интегумента, из которого формируется семенная кожура; 3 – нижний ослизняющийся слой клеток внутреннего интигумента (по В. Г. Александрову)



Образование семени и плода без оплодотворения

Наряду с обычным способом образованием семени путем оплодотворения яйцеклетки – *амфимиксисом*, у некоторых цветковых растений семя может развиваться и без оплодотворения. Это явление называется *апомиксисом* (*греч.* apo – без, mixis – смешение). В этом случае зародыш образуется из различных частей семязачатка (рис. 324). Обычно при апомиксисе нарушается мейоз, из-за чего яйцеклетка содержит не гаплоидный (как это свойственно гаметам вообще), а диплоидный набор хромосом. Также диплоидными остаются все другие клетки женского гаметофита. В отдельных случаях мейоз проходит нормально и образуется гаплоидный гаметофит, но в этом случае его клетки вскоре погибают и замещаются другим, диплоидным гаметофитом (иногда их может быть даже несколько), который образуется без мейоза.

У одних растений апомиктическое развитие зародыша (т. е. развитие без оплодотворения) может идти без участия пыльцевых зерен – автономный апомиксис, тогда как другим (например, ежевики, зверобоя, лапчатки и др.) для стимуляции процесса все же необходимо опыление. Однако и в этом случае оплодотворения яйцеклетки не происходит, хотя один из спермиев может слиться

с центральным ядром зародышевого мешка. В дальнейшем события могут развиваться по-разному. Приведем одну из существующих классификаций различных путей апомиксиса (**В. А. Поддубная-Арнольди**, 1964).

1. Партеногенез (*греч.* parthenos – девственный, genesis – происхождение) – развитие зародыша из неоплодотворенной яйцеклетки, который может быть четырех типов:

а) *нередуцированный партеногенез*, инициированный опылением, т.е. связанный с псевдогамией, яйцеклетка имеет диплоидный набор хромосом;

б) *нередуцированный партеногенез* без инициации опылением, т.е. не связанный с псевдогамией, яйцеклетка имеет диплоидный набор;

в) *редуцированный женский партеногенез*, или *гиногенез*, связанный с псевдогамией, – партеногенетическое развитие зародыша с полностью материнским набором хромосом после опыления, но без оплодотворения яйцеклетки, яйцеклетка имеет гаплоидный набор хромосом;

г) *редуцированный мужской партеногенез*, или *андрогенез*, связанный с псевдогамией, – партеногенетическое развитие зародыша с отцовским набором хромосом из ядра спермия при дегенерации ядра яйцеклетки. Этот процесс сравнивают с мерогонией – развитием зародыша после оплодотворения спермием безъядерной яйцеклетки.

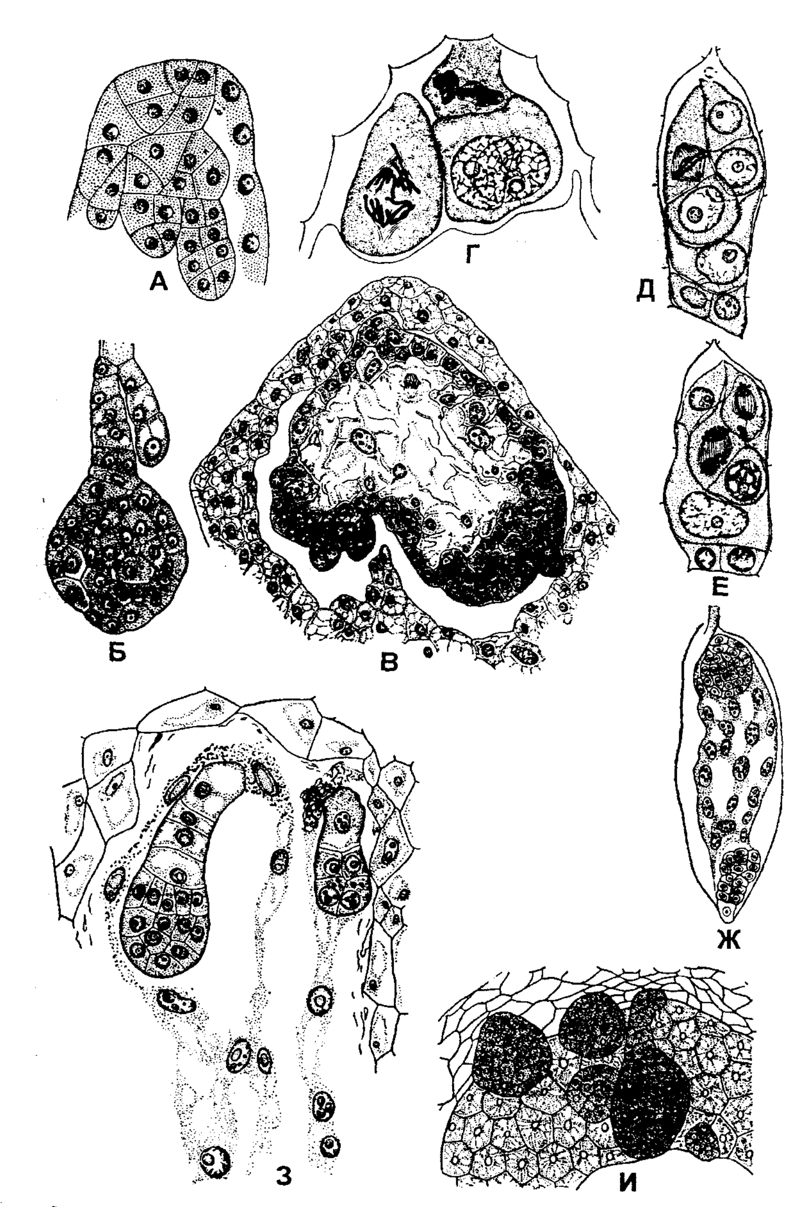


Рис. 324. *Полиэмбриония у растений.*

А – В – зиготная полиэмбриония. А – Erythronium hendersoni. Многоклеточное образование, возникшее в результате дробления зиготы, распадается на несколько зародышей (по Гуэрину); Б – Zygophyllum fabago. Эмбриональные почки возникают из подвеска (по Масанду); В – Paeonha lactiflora. На предзародышевом образовании, возникшем из ценоцита, развивается несколько зародышей (по Яковлеву и Иоффе); Г – Е – развитие зародышей из синергид; Г – Lilium regale. Делящаяся синергида, в зиготе половые ядра находятся в контакте (по Герасимовой-Навашиной); Д – Orchis militaris. Двухклеточный зародыш, возникший из синергиды, и двухклеточный зиготный зародыш, у которого ядро одной клетки в состоянии деления (по Савиной); Е – Orchis militaris. Двухклеточный зародыш, ядро базальной клетки которого в анафазе деления. Одна из синергид не делится, другая образует зародыш – ее ядро в процессе деления (по Савиной); Ж – развитие зародышей из антипод у Ulmus americana. Помимо зиготного зародыша, развивается второй зародыш из клеток антипод (по Шаттуку);

З – полигаметофитная полиэмбриония у Fragaria ananasa. Два зародыша развиваются из яйцеклеток разных зародышевых мешков (по Солнцевой); И – нуцеллярная полиэмбриония у Citrus trifoliata. Несколько зародышей возникают из клеток нуцеллуса, эндосперм уже клеточный (по Осаве)

2. Апогамия (апогаметия) – развитие зародыша не из яйцеклетки, а из других клеток зародышевого мешка:

а) *нередуцированная апогамия* – образование зародыша из диплоидных синергид или антипод;

б) *редуцированная апогамия* – образование зародыша из гаплоидных синергид или антипод.

3. Апоспория развитие зародышевого мешка не из мегаспоры, а из клеток спорофита.

4. Нуцеллярная эмбриония – образование зародышей за пределами зародышевого мешка из клеток нуцеллуса семязачатка:

а) *индуцированная нуцеллярная эмбриония* – стимулируется оплодотворением или опылением;

б) *автономная неиндуцированная нуцеллярная эмбриония* – не стимулируется оплодотворением или опылением.

5. Интегументальная эмбриония – образование зародышей за пределами зародышевого мешка из клеток интегументов:

а) *индуцированная интегументальная эмбриония* – инициируется оплодотворением или опылением;

б) *автономная неиндуцированная интегументальная эмбриония* – не инициируется оплодотворением или опылением.

Преимуществом апомиксиса является регулярное образование семян, даже если не произошло опыление. Однако при апомиксисе зародыш получает генетический материал лишь одного родителя, что перечеркивает основное достижение полового размножения – обмен аллелями генов, что приводит к генетическому разнообразию популяции. При относительно стабильных условиях окружающей среды апомиксис не создает никаких проблем, напротив, численность популяции надежно поддерживается. Но в случае резких перемен распространение полезных аллелей затруднено, и популяция может погибнуть. Поэтому полный апомиксис (без нормального полового размножения) большинство генетиков считают филогенетическим тупиком. Однако сочетание апомиксиса с половым процессом, несомненно, полезно для вида в целом.

С партеногенезом не следует путать *партенокарпию* – развитие плода без семени. При *вегетативной* партенокарпии для формирования плода не имеет никакого значения, имело ли место оплодотворение или нет – плод разовьется в любом случае, но не будет содержать семян (например, у бессемянной груши). Однако при *стимулятивной* партенокарпии для развития плода необходимо раздражающее воздействие на рыльце стимуляторами, в качестве которых используют зрелую пыльцу близкородственных видов, химические вещества, слабые разряды электротока и др. Половое размножение партенокарпических растений невозможно, поэтому они размножаются только вегетативно.

Партенокарпия вызывает живой интерес у селекционеров, поскольку проблема создания бессемянных сортов культурных растений чрезвычайно важна. В настоящее время известно много бессемянных сортов винограда (кишмиш), инжира, груши, хурмы и др. Однако выведение таких сортов является очень трудной проблемой.

Семя (Semen)

Размер, форма и окраска зрелых семян различных цветковых растений чрезвычайно разнообразна. Если семена кокосовой пальмы очень велики, то у орхидей они могут быть вообще не различимы невооруженным глазом (их размер исчисляется микрометрами). Чаще всего семена имеют округлую форму, что вполне целесообразно, поскольку именно сфера дает оптимально малую поверхность при наибольшем объеме. Реже встречаются вытянутые или уплощенные семена.

Снаружи семя покрыто достаточно прочной *семенной кожурой*, которая отграничивает зародыш и запасные вещества от окружающей среды и обеспечивает защиту от различного рода внешних повреждений. У большинства покрытосеменных поверхность кожуры гладкая, но нередко она образует различные утолщения, борозды или выросты (шипы, крылья и пр.). У некоторых (например, у хлопчатника) семена покрыты волосками.

По характерной структуре покровов семени можно определить систематическое положение исследуемого растения.

Над кожурой располагается кутикула, толщина которой у разных видов неодинакова. Часто снаружи имеется восковой слой, поэтому семена могут быть блестящими. Это становится заметным, если потереть сухой тряпочкой семя фасоли. На месте прикрепления к семени фуникулюса остается шершавый след – *рубчик* (рис. 325), который имеет различные очертания, размеры и цвет, что также является видовым признаком. Напоминаем, что фуникулюс, или семяножка, соединяет семязачаток с родительским спорофитом, и через него питательные вещества поступают сначала в семязачаток, а после его оплодотворения – в развивающееся семя. Вблизи рубчика находится *микропилярное отверстие* (его еще называют *семявход*), которое происходит из микропиле семязачатка. Через него в семя поступает вода в процессе прорастания семени. Но случается, что отверстие микропиле полностью зарастает. Кроме того, рядом с отверстием находится кончик зародышевого корешка.

У многих растений наружный интегумент может разрастаться, образуя *ариллоид*, или *ложный ариллус* (рис. 326). От него следует отличать настоящий *ариллус* (*лат.* arillus – сушеный виноград), или *присемянник*,

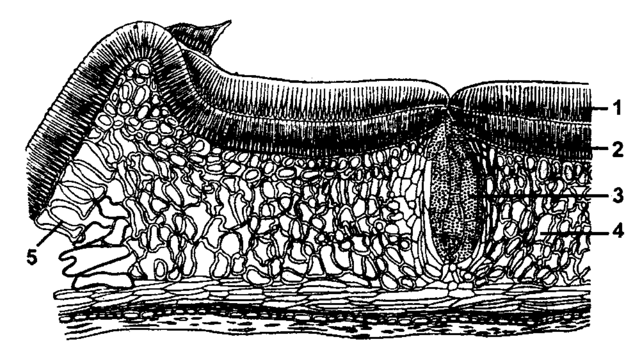


Рис. 325. *Поперечный разрез рубчика семени сои:*
1 – верхний палисадный эпидермис; 2 – нижний палисадный эпидермис; 3 – трахеидный остров; 4 – астероидная ткань; 5 – гиподерма (по В. Г. Александрову)

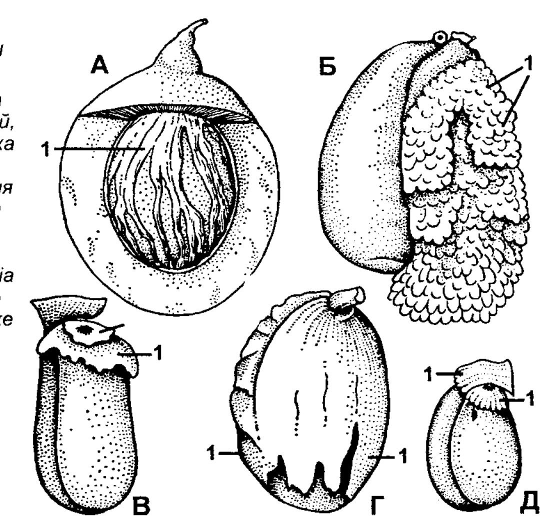


Рис. 326. *Некоторые типы ариллоидов:*
А – у зрелого плода миристики душистой, или мускатного ореха (Myristica fragrans); Б – у семени копытня канадского (Asarum canadense); В – у семязачатка клузии желтой (Clusia flava); Г – у зрелого семязачатка того же растения; Д – у молодого семязачатка бересклета широколистного (Euonymus latifolia); 1 – ариллоид (по А. П. Меликяну и соавт.)

происхождение которого не связано с семязачатком (рис. 327). В отличие от ариллоидов, ариллусы формируются в области рубчика и, покрывая большую или меньшую часть семени, не срастаются с семенной кожурой, естественно, за исключением области рубчика.

Рис. 327. *Настоящие ариллусы:*
А и Б – заложение и развитие ариллусов у семязачатка булбины однолетней (Bulbina annua); В – ариллус в раскрывшемся цветке гиббертии вьющейся (Hibbertia volubilis); Г – заложение ариллуса у пассифлоры трехлопастной (Passiflora triloba); Д – зрелый ариллус у того же растения; 1 – ариллус (по А. П. Меликяну и соавт.)

Обычно зрелое семя содержит хорошо развитый зародыш со всеми зачатками вегетативных органов: *зародышевый корешок* (или точка роста корня), *семядоли*, *подсемядольное колено – гипокотиль* (участок зародыша от семядолей до корешка), *зародышевый побег* (*зародышевая почечка*). У некоторых растений зародыш может быть более дифференцированным. Например, у злаков в зародыше образуются пара добавочных корешков и листовые примордии (рис. 328). У других (в частности, у многих эпифитов и паразитов), напротив, зародыши дифференцированы в меньшей степени. Так, у зародыша паразитического растения заразихи вообще отсутствуют зародышевый корешок и семядоли. А у орхидей зародыш представляет собой скопление недифференцированных меристем. Однако у всех семян с недоразвитым зародышем к моменту прорастания он быстро растет и развивается, и у зародыша формируются все присущие ему зачатки вегетативных органов.

Форма зародыша в семени может быть самой разнообразной: прямая, согнутая, подковообразная, спиралевидная, кольцевая и др. Он может располагаться в центре семени или на его периферии. Однако в любом случае кончик зародышевого корешка всегда находится вблизи отверстия микропиле, через которое он первым выходит из семени при его прорастании.

Внутреннее строение зрелого семени во многом зависит от числа семядолей и от наличия эндосперма. У разных цветковых растений семена могут содержать четко различимый эндосперм или не иметь его (см. рис. 319, 320). Эндосперм хорошо развит в семенах злаков, у которых он занимает значительную часть. Поверхность эндосперма, прилежащая к семенной кожуре, обычно гладкая, но у пальм и некоторых других семейств на поверхности образуются складки, совпадающие со складками семенной кожуры. У злаков сохраняется только одна семядоля (поэтому их относят к классу однодольных покрытосеменных), которая называется *щитком*. В семени щиток отделяет зародыш от эндосперма, в ходе прорастания он всасывает из эндосперма питательные вещества и передает их зародышу.

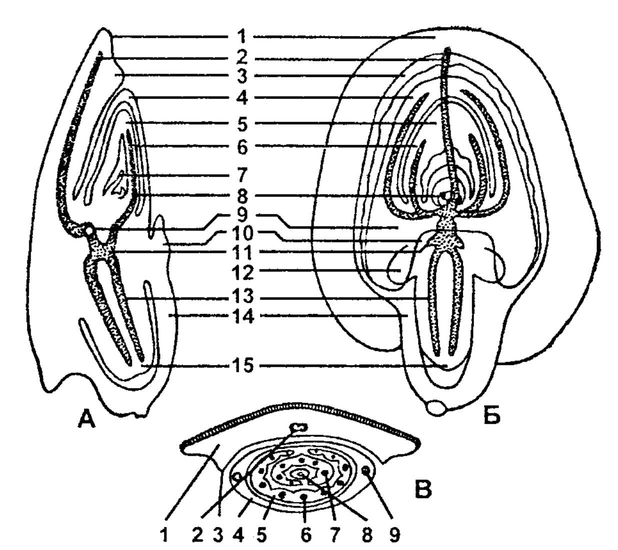


Рис. 328. *Схема строения зародыша пшеницы и проваскулярной меристемы в различных плоскостях:*
А – спинно-брюшной срез; Б – брюшной; В – поперечный;
1 – щиток; 2 – проваскулярный пучок, идущий в щитке; 3 – брюшная чешуйка-лигула; 4 – колеоптиль; 5 – первый лист почечки; 6 – проваскулярный пучок первого листа почечки; 7 – второй зачаточный лист почечки; 8 – точка роста; 9 – прозаскулярные пучки колеоптиля и место присоединения их к проваскулярному пучку щитка; 10 – эпибласт; 11 – узел; 12 – первая пара добавочных зародышевых корешков; 13 – проваскулярная система центрального корешка; 14 – колеориза; 15 – центральный зародышевый корешок (по Яковлеву)

Семена с эндоспермом обычно имеют очень крупные семядоли, занимающие большую часть семени. Именно в семядолях у таких растений откладываются запасные вещества.

Зрелое сухое семя большинства растений какое-то время находится в состоянии покоя, в течение которого оно не прорастает. Способность прорастать у разных семян сохраняется неодинаковое время. Раньше всех теряют всхожесть семена тех растений, у которых период покоя перед прорастанием непродолжителен (ива, серебристый клен и др.), у них семена сохраняют жизнеспособность в течение нескольких недель или даже дней. Сухие семена других растений могут сохранять всхожесть весьма значительное время. В литературе

сообщалось об успешной попытке прорастить семена лотоса, извлеченные из торфяника в Маньчжурии, в котором они пролежали по первоначальной оценке 200 лет, а согласно более точному радиоизотопному анализу – 1000 лет! Но абсолютный рекорд из известных случаев принадлежит семенам люпина, которые сохранили жизнеспособность, будучи извлеченными из ледника Аляски, где они пролежали 10 000 лет!

Плод (Fructus)

Развитие плода

После оплодотворения у цветковых растений происходит развитие *плода* – образования, присущего исключительно этой группе растений. У большинства растений плод формируется, главным образом, из завязи, однако в этом могут участвовать и другие части цветка. В связи с этим среди ботаников не утихает дискуссия, что же на самом деле считать плодом: только лишь результат преобразования завязи или же любую структуру, содержащую семена, которая в итоге развивается из цветка после оплодотворения? Если следовать логике первого утверждения, то из числа плодов следует исключить, например, землянику, поскольку у нее семена находятся на разросшемся цветоложе, которую привычно называют плодом и с удовольствием едят. То же самое относится к яблокам и другим плодам.

Против этого возражают другие ботаники, которые считают плодом структуру, образующуюся в результате видоизменения всего цветка (которое следует после оплодотворения), а не только завязи. По меткому определению американского ученого **Артура Имса (1961)**, плод представляет собой **зрелый цветок**. Такой, более гибкий подход позволяет устранить основные противоречия в трактовке термина «плод». Поэтому, несмотря на то что прежде всего плод образуется из завязи, в его формировании также могут принимать участие и другие части цветка, например околоцветник или цветоложе.

Завязь формируется в цветке еще до опыления, но после попадания пыльцевого зерна на рыльце и прорастания пыльцевой трубки клетки завязи усиленно делятся, этот процесс ускоряется после оплодотворения. Разрастание завязи происходит даже при попадании на рыльце чужеродной или мертвой пыльцы, или даже при нанесении выжимки веществ пыльцы, следовательно, факторы инициации роста завязи не имеют видовой специфичности и, по-видимому, являются фитогормонами. Период интенсивного деления клеток завязи у разных растений неодинаков. Так, например, у томатов он длится всего несколько дней, а у поздних сортов груш – до полутора месяцев. Этап увеличения количества клеток завязи сменяется этапом их растяжения, который сопровождается значительным увеличением размеров завязи.

У плодов-костянок после размножения клеток завязи, следующего за опылением, наступает временная пауза, в течение которой развиваются зародыш и эндосперм, а клетки завязи делятся редко. Когда зародыш полностью сформирован, наступает второй этап роста завязи, который продолжается вплоть до полного созревания плода.

На развитие плода существенным образом воздействует семязачаток и развивающийся в нем зародыш. Если семя в силу каких-либо факторов развивается не полностью, то плод обычно опадает. Если в многосеменных плодах часть семян не развивается или развитие идет неравномерно, то плод преимущественно формируется в области полноценных семян и поэтому приобретает неправильную форму. Рост и развитие плода регулируется биологически активными веществами: гормонами (вначале – вскоре после оплодотворения – гиббереллинами, а затем – при обретении эндоспермом клеточной организации – ауксинами), регуляторами клеточного деления (цитокининами, особенно у самых молодых плодов), ингибиторами роста (салициловой, феруловой кислотами и др.), ингибиторами прорастания и др.

Несмотря на то что молодой плод способен осуществлять темновую фиксацию углекислого газа, далеко не все необходимые вещества синтезируются в развивающемся

плоде. Поэтому последний зависит от поступления метаболитов от родительского растения, с которым плод связан через плодоножку (фуникулюс). После опыления происходит существенное изменение направленности транспортных потоков и перераспределение питательных веществ в сторону развивающихся плодов. Для того, чтобы формирование плода прошло успешно, родительское растение должно иметь значительную фотосинтезирующую вегетативную массу, способную синтезировать достаточное количество органических веществ. У травянистых растений (особенно у однолетних) практически все синтезируемые органические вещества используются развивающимися семенами и плодами, что ведет к истощению других тканей растений. Это хорошо известно животноводам, которые стремятся скосить кормовые травы до того, как они зацветут и начнут плодоносить, так как позднее кормовая ценность травы резко снижается. Напоминаем, что продуктивность семян и плодов у травянистых растений выше, чем у деревьев.

Завершение развития плода (его созревание) контролируется этиленом, концентрация которого в этот период в плодах очень высока. Обработка недозрелых плодов этиленом широко используется поставщиками фруктов для того, чтобы ускорить созревание и получить спелые плоды к нужному сроку. Созревание начинается с того, что плод прекращает рост, разлагаются хлорофилл и дубильные вещества, в вакуолях накапливаются пигменты, определяющие характерную для данного вида окраску плода (в основном, антоцианины), а разрушение содержавшихся в оболочках клеток пектинов ведет к смягчению стенок плода. В сочных плодах уменьшается содержание кислот и возрастает содержание сахаров. Этим объясняется более приятный вкус спелых съедобных плодов по сравнению с незрелыми.

Созревший плод переходит в последнюю стадию – отмирания, в ходе которой в плод обычно не поступают новые вещества, не делятся и не растут клетки, и постепенно ткани плода разрушаются и сгнивают. У большинства цветковых растений созревший плод опадает

и отмирает уже на грунте, но у некоторых растений плоды могут оставаться еще довольно долго на родительском организме.

Строение плода

В образовании плода принимают участие различные части цветка, но прежде всего завязь. Стенка плода всегда состоит из трех слоев: наружного – *экзокарпия* (*эпикарпия*), среднего – *мезокарпия* и внутреннего – *эндокарпия*. Все вместе они называются *перикарпием*, или *околоплодником*. У разных растений строение стенок плода имеет особенности. Например, в зерновке злаков или семянке подсолнечника оболочки плода сильно редуцированы, из-за чего очень трудно разделить слои (рис. 329).

Проводящие пучки в стенках разных плодов развиты неодинаково. Например, у сочных плодов абрикоса, персика, сливы и др. пучки в мезокарпии хорошо различаются (рис. 330), тогда как у яблока (особенно после созревания) проводящие структуры подвергаются редукции. Мезокарпий сухих плодов часто одревесневает и содержит много каменистых клеток (склереид – рис. 331). У некоторых растений перикарпий плода развит слабо, но сильно разрастается его семенная кожура (рис. 332).

Оболочка плода срастается с кожурой семени (например, в зерновке злаков) или отделена от семени, а связь с ним осуществляется через фуникулюс (рис. 333).

Околоплодник (перикарпий) надежно защищает

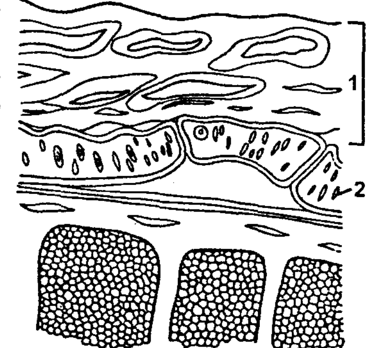
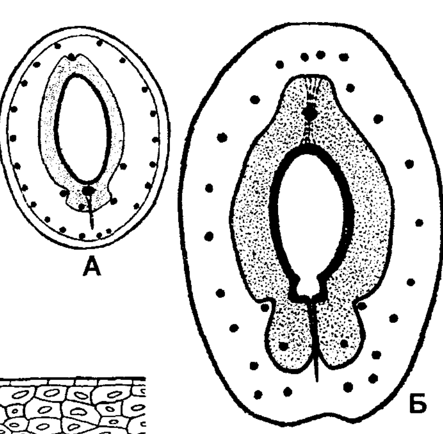


Рис. 329. *Участок разреза периферии зрелой зерновки мягкой пшеницы: 1 – недифференцированная масса клеток перикарпия; 2 – поперечные клетки (по В. Г. Александрову, с дополнениями)*

Рис. 330. *Схемы поперечных разрезов плодов двух видов слив: А – терна; Б – уссурийской. Мякоть перикарпия пронизывают сосудистые пучки (по В. Г. Александрову, с изменениями)*



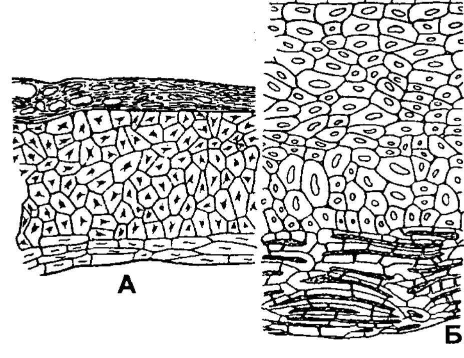


Рис. 331. *Участки поперечных разрезов перикарпия: А – лещины; Б – шиповника. Ткань перикарпия почти сплошь состоит из каменистых клеток (по В. Г. Александрову)*

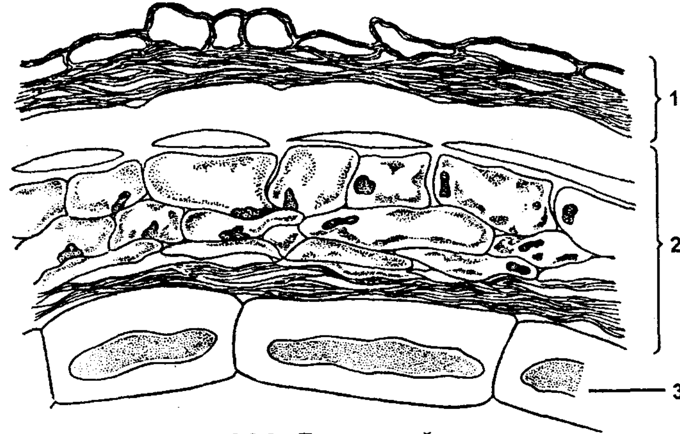
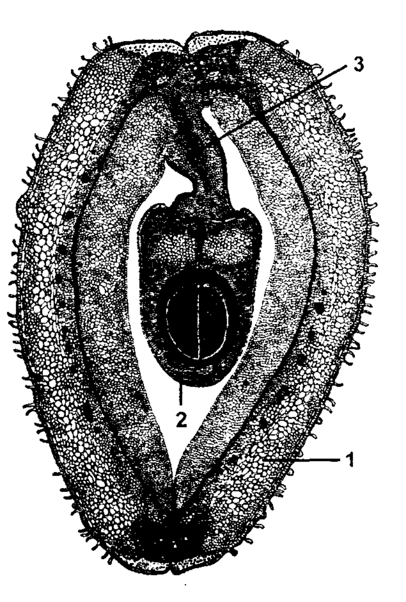


Рис. 332. *Поперечный разрез части покровов семянки сушеницы болотной: 1 – перикарпий; 2 – семенная кожура; 3 – остатки эндосперма (по В. Г. Александрову)*

Рис. 333. *Поперечный разрез плода фасоли и семени, свисающего в его полость: 1 – стенка плода; 2 – семенная кожура; 3 – фуникулюс (по В. Г. Александрову)*



семена от высыхания, микроорганизмов, механических повреждений и пр., вплоть до их созревания. Кроме того, незрелые плоды многих растений содержат ядовитые вещества и поэтому несъедобны для травоядных животных. Однако защита семенам необходима до момента окончания их развития, и созревшие плоды должны обеспечить выход находящихся в них семян наружу. У сочных плодов (например, у томатов) околоплодник попросту сгнивает, после достижения стадии отмирания и семена освобождаются. У многих других цветковых для освобождения семян плоды раскрываются. Обычно это происходит благодаря тому, что клетки стенок плода имеют неодинаковую толщину. При этом среди толстостенных клеток располагается полоска из тонкостенных клеток, по которой и происходит разрыв стенок плода после его созревания. Таким образом раскрываются коробочки (рис. 334), бобы и др. Плоды листовки раскрываются за счет неодинакового утолщения стенок клеток верхней и нижней эпидермы (рис. 335).

Производительность семян и плодов у разных цветковых неодинакова. Относительное соотношение массы и количества семян к массе родительского растения (речь идет о спорофите) более высоко у травянистых растений. Если семена мелкие, то на одном растении их может образовываться очень много (например, у лебеды до 500 000 семян на одном растении). Еще больше семян продуцируют некоторые деревья (например,

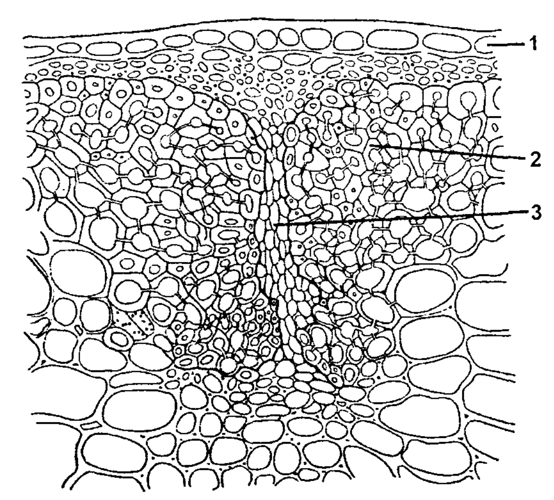


Рис. 334. *Разрез части перикарпия коробочки льна, показывающий строение механизма раскрывания коробочки:* 1 – *эпидермис;* 2 – *ткань из толстостенных клеток;* 3 – *ткань из тонкостенных клеток (по В. Г. Александрову)*

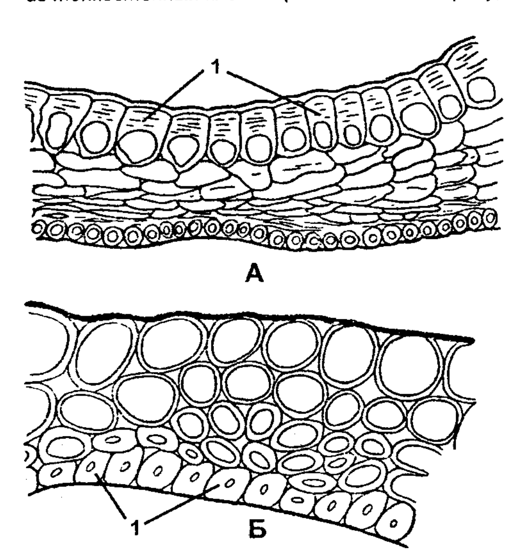


Рис. 335. *Участки поперечных срезов перикарпия плодов (листовок) двух видов розоцветных:* А – *таволги вязолистной;* Б – *гравилата речного. Клетки эпидермиса имеют специальные утолщения (1), образуя аппарат, способствующий раскрыванию плодов (по В. Г. Александрову)*

тополь и ива образуют свыше миллиона семян на одном плодоносящем дереве), однако соотношение общей массы семян и дерева будет намного меньше.

Масса семян и плодов у разных растений также широко варьирует. Например, у заразихи одно семя весит всего 0,001 мг, тогда как у других растений семена имеют значительно большую массу. Аналогично и у плодов – зерновка пшеницы весит меньше одного грамма, а масса одного плода тыквы при соответствующем уходе за растением может измеряться сотнями килограммов.

Классификация плодов

Существует большое количество вариантов классификации плодов, каждый из которых основывается на каком-то признаке (морфологическом, эволюционном и др.). Рассмотрим принципы деления по особенностям строения (*морфологическая классификация*), в соответствии с чем плоды подразделяются на простые, сборные и соплодия.

Простые плоды могут быть сухими и сочными, вскрывающимися и невскрывающимися. Сухие простые плоды обычно содержат много семян – многосеменные плоды (реже семян два или одно), они способны вскрываться по достижении зрелости. К таким плодам относится листовка, боб, стручок, стручочек и коробочка (рис. 336).

Листовка (*лат.* folliculus), которая вскрывается по всей передней (брюшной или вентральной, например у некоторых лютиковых) или реже (например, у магнолии) по дорзальной (спинной) стороне (см. рис. 336-А, 336-Б). Когда плод вскрывается, он становится похожим на лист, отсюда и название. Если плод включает в себя не одну, а несколько листовок (см. рис. 336-В), он называется *многолистовкой* (например, у магнолии, калужницы и др.). Листовка может быть не только сухой, но и сочной (например, многолистовка лимонника или однолистовка дегенерии).

Боб (*лат.* legumen) – сухой одно- или многосеменной плод, одновременно вскрывается по брюшной и

спинной сторонам, благодаря чему его створки, раскрываясь, еще и закручиваются, разбрасывая при этом семена в стороны и способствуя их расселению. Боб формируется из одного плодолистика. Как и следует из названия, такими плодами обладают представители семейства бобовых (см. рис. 336-Г).

Стручок (*лат.* siliqua) – сухой, многосеменной плод, развивающийся из двух сросшихся плодолистиков, поэтому семена у него сидят двумя рядами по обе стороны тонкой ложной перегородки (см. рис. 336-Д, 336-Е). Эта перегородка возникает при сращивании стенок плодолистиков и после вскрытия стручка (процесс идет снизу вверх) остается на плодоножке. Если длина стручка превышает его ширину не более чем в 2 раза, его называют *стручочком* (*лат.* silicula) (см. рис. 336-Ж, 336-З). Стручки и стручочки имеются у крестоцветных.

Коробочка (*лат.* capsula) – сухой плод, образованный в результате полного сращения нескольких плодиков (см. рис. 336-И, 336-К, 336-Л, 336-М). В формировании коробочки принимают участие один или несколько плодолистиков. Чаще всего встречаются трех- или пяти-гнездные коробочки, реже одно- или многогнездные, причем количество плодолистиков не всегда соответствует числу гнезд (например, одногнездная коробочка мака состоит из многих плодолистиков – от 7 до 11). Коробочка вскрывается в результате неодновременного высыхания клеток стенки плода в процессе его созревания, что приводит к неравномерному распределению нагрузки на разные участки стенки. Часто в коробочке лопаются наружные стенки плодолистиков, открывая полость гнезд, это *гнездоразрывные*, или *локулицидные*, коробочки, они имеются, например, у хлопчатника, лука, гиацинта, тюльпана, лилии и др. Несколько реже коробочка раскрывается продольными трещинами, которые идут вдоль перегородок, разделяющих соседние плодолистики. Это *продольно-перегородчатое* раскрывание, а сама коробочка называется *септицидной* (*лат.* septum – перегородка, caedere – резать, рубить) (например, у рододендрона, зверобоя, табака и др.). У дурмана, вереска,

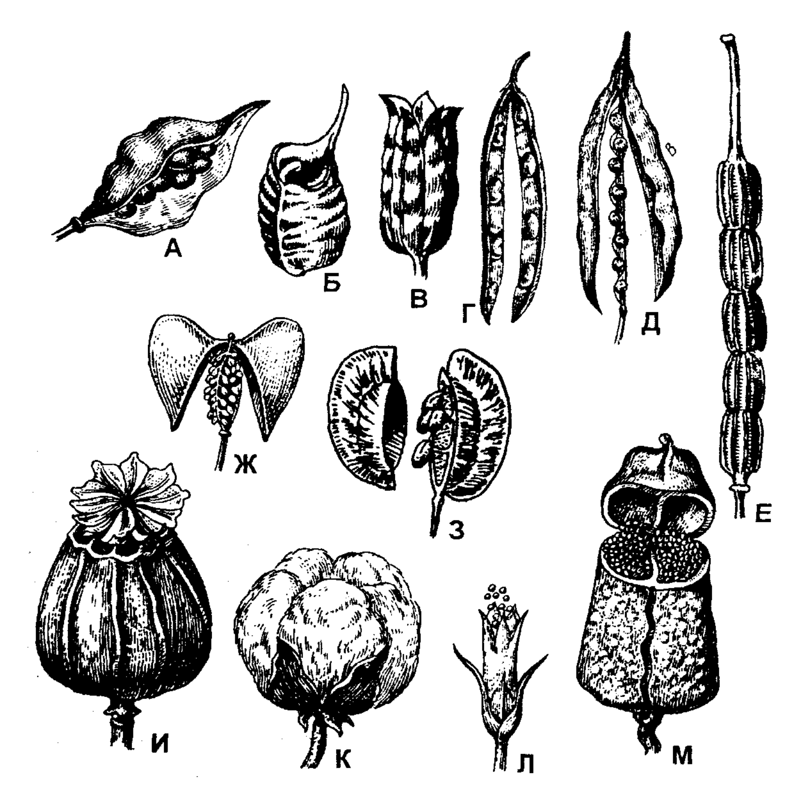


Рис. 336. *Вскрывающиеся сухие плоды:*
А – листовка (живокость); Б – листовка (морозник); В – сборная листовка (водосбор); Г – боб (фасоль); Д – стручок (капуста); Е – членистый стручок (редька); Ж – стручочек (пастушья сумка); З – стручочек (ярутка); И – М – коробочки вскрывающиеся: И – дырочками (мак); К – щелями (хлопчатник); Л – верхушечной щелью (гвоздика); М – крышкой (белена) (по В.Х. Тутаюк и по В. Г. Хржановскому и соавт., с изменениями)

молочая и др. коробочка открывается посредством обламывания створок, такой тип вскрывания называется *септифрагным* (*лат.* septum – перегородка, frangere – ломать, разламывать, раздроблять). При этом либо отламываются наружные стенки плодолистиков, либо сами перегородки, оголяя колонку посередине коробочки. У некоторых растений (например, у мака) в стенке околоплодника образуются мелкие дырочки, через которые семена высыпаются из коробочки.

Дробная коробочка, или *регма* (*лат.* regma – трещина, перелом), интересна тем, что после созревания все плодолистики раскрываются продольной щелью на наружной стенке, при этом гнезда энергично отделяются друг от друга и от центральной колонки.

Крыночка, или *пиксидий* (*лат.* pixidium), представляет собой разновидность коробочки, которая раскрывается посредством кольцевой поперечной трещины, в результате чего верхняя часть плода отпадает в виде крышечки (например, у белены, подорожника и др.).

К сухим невскрывающимся односеменным плодам относят ореховидные плоды: орех, орешек, желудь, семянка, крылатка и зерновка (рис. 337).

Орех (*лат.* nux) – плод с жестким деревянистым околоплодником, развивающийся из одного или нескольких плодолистиков нижней завязи (в последнем случае часть гнезд и семязачатков прекращают свое развитие, и плод остается односеменным). Семя свободное, оно не срастается с околоплодником. Такие плоды имеет лещина. Мелкие орехи называют *орешками* (*лат.* nucula), они образуются, например, у гречихи. Плод, состоящий из многих орешков, называется *многоорешком*, или *сборным орешком* (например, у лютика, лапчатки, гравилата, липы и др.), такие плоды относят к сборным плодам (см. рис. 337-А, 337-Б, 337-В).

Желудь (*лат.* glans) отличается от ореха менее жестким околоплодником, который у своего основания окружен чашевидной плюской, образовавшейся из защитного покрова цветка – чешуевидных брактей (см. 337-Г).

Семянка (*лат.* achena, achenium) – паракарпный плод, образованный из двух плодолистиков из нижней завязи и содержащий одно семя. Околоплодник семянки кожистый более мягкий, чем у ореха или желудя. Такие плоды характерны для представителей семейства сложноцветных (например, подсолнечника) (см. рис. 337-Д, 337-Е, 337-Ж).

Крылатка (*лат.* samara) представляет собой своеобразный тип плода, околоплодник которого по степени жесткости соответствует семянке, но, в отличие от нее, у крылатки по краям околоплодника образуется тонкий крыловидный кожистый или перепончатый вырост (например, у ильма (см. рис. 337-И), крылатка у вяза становится дробной) (см. рис. 337-З).

Зерновка (*лат.* cariopsis) – односеменной плод, образованный двумя плодолистиками. Околоплодник зерновки настолько тесно прилегает к семенной кожуре, что срастается с ней. Зерновку имеют злаковые (пшеница, рожь, ячмень и др.) (см. рис. 337-К).

Сочные плоды – это ягода, тыквина, яблоко, земляничина, костянка, померанец (рис. 338, 339).

Костянка (*лат.* drupa) и костянковидные плоды характеризуются околоплодником, дифференцированным

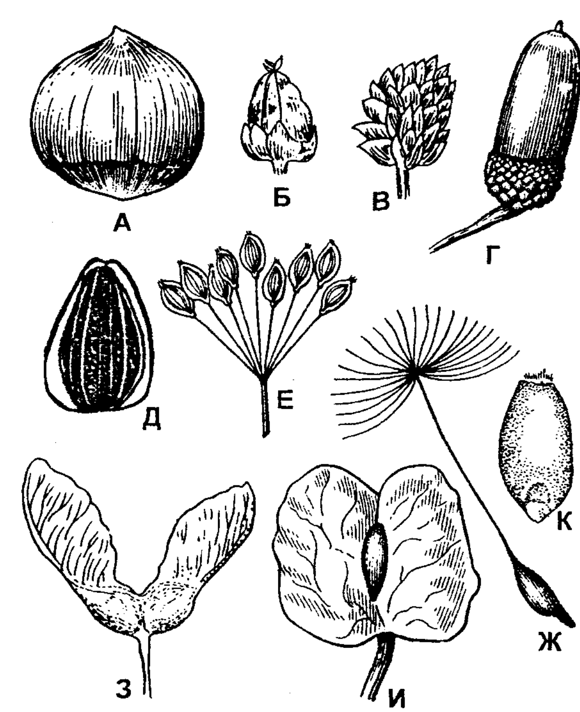


Рис. 337. *Невскрывающиеся сухие плоды:*
А – орех (лещина обыкновенная); Б – орешек (гречиха); В – сборный орешек (лютик); Г – желудь (дуб пробковый); Д – семянка (подсолнечник); Е – двусемянка (укроп пахучий); Ж – семянка с хохолком (одуванчик лекарственный); З – дробная крылатка (клен); И – семянка крылатая (ильм горный); К – зерновка (пшеница)
(по В.Х. Тутаюк и по В.Г. Хржановскому и соавт., с изменениями)

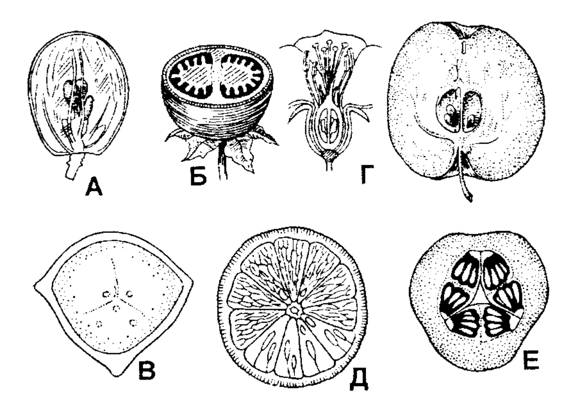


Рис. 338. *Ягодовидные плоды:*
А – В – ягода [А – у винограда (Vitis vinifera); Б – у картофеля (Solanum tuberosum); В – у банана (р. Musa)]; Г – яблоко – у яблони (р. Malus); Д – гесперидий – у апельсина (Citrus aurantium); Е – тыквина – у огурца (Cucumis sativus) (по В. Г. Хржановскому и соавт.)

на тонкий экзокарпий, толстый мясистый и сочный мезокарпий и многослойный деревянистый эндокарпий, образующий косточку (*лат.* pyren). Редко встречаются сухие костянки (например, костянка миндаля, кокосовой пальмы). Наиболее распространены однокосточковые костянки (персик, абрикос, вишня, слива и др.), но бывают и многокосточковые костянки, которые также называют сборными костянками (например, ежевика, малина и др.), их относят к *сборным плодам* (о них мы поговорим позже).

Костянка может быть не только сочной, но и сухой (например, плоды миндаля, грецкого ореха и кокосовой пальмы, несмотря на то, что в обыденной жизни называются орехами, на самом деле являются сухими костянками).

Рис. 339. *Костянковидные плоды:*
А, Б – костянка [А – у сливы (Prunus domestica); Б – у кокосовой пальмы (Cocos nucifera)]; В – поперечный разрез цветка и сборная костянка – у малины (Rubus idcieus): 1 – экзокарп; 2 – мезокарп; 3 – эндокарп; 4 – семя (по В. Г. Хржановскому и соавт.)

Ягода (*лат.* bacca) и ягодообразные плоды представляют собой сочный ценокарпный плод, который развивается из одного или нескольких плодолистиков и обычно содержит много семян, заключенных в мясистый и сочный околоплодник. В отличие от костянки, в ягоде не образуется косточка. Существует большое разнообразие индивидуальных особенностей строения ягод различных растений (виноград, смородина, баклажан, крыжовник и др.). Большинство из них развивается из верхней завязи, но некоторые ягоды происходят из нижней завязи (например, клюква, черника, голубика и др.).

Померанец (*лат.* aurantium), или *гесперидий* (*лат.* hesperidium), – многогнездный многосеменной плод, относящийся к группе ягодообразных плодов. Экзокарпий окрашен в желтые или оранжевые цвета и содержит много эфирных масел. Мезокарпий сухой, губчатый, белого цвета. Срастаясь с экзокарпием, он образует кожисто-губчатый экзо-мезокарпий (кожуру плода). Эндокарпий мясистый, сочный, образован сильно увеличившимися волосками внутренней эпидермы плодолистиков, которые в зрелом состоянии наполнены соком. Такой тип плода имеют цитрусовые (апельсин, мандарин, лимон и др.).

Тыквина (*лат.* pepo или peponida) является разновидностью ягоды. Этот паракарпный многосеменной плод развивается из нижней завязи, включающей в себя три плодолистика. Околоплодник тыквины состоит из жесткого экзокарпия, мясистого мезокарпия и сочного эндокарпия. Характерен для представителей семейства тыквенных (огурец, тыква, дыня, арбуз и др.).

Яблоко (*лат.* pomum или malum) представляет собой разновидность плода, в образовании которого, кроме завязи, принимают активное участие другие части цветка: разросшееся цветоложе, основания чашелистиков, лепестков, нижние части тычинок. Полагают, что яблоко возникло из синкарпной многолистовки путем обрастания ее цветочной трубкой. Яблоко развивается

из пятигнездной нижней завязи с пятью плодолистиками. Твердый и кожистый эндокарпий окружает гнезда, в каждом из которых свободно находится по два семени. Наружная часть околоплодника становится мясистой, сочной и сливается с цветочной трубкой. Яблоко характерно для яблони, груши, айвы, боярышника, рябины и др.

Земляничина (*лат*. fregum) на самом деле представляет собой разросшееся сочное цветоложе, на котором располагаются настоящие простые плодики – орешки.

Сборные плоды. К сборным плодам относят уже упоминавшиеся плоды, образованные из сложного апокарпного гинецея. Это сборная костянка ежевики и малины, многоорешек или сборный орешек лютика, лапчатки, гравилата, липы и др., плод лотоса, который представляет собой мясистое цветоложе, в которое погружены орешки, земляничина с многочисленными орешками (рис. 340). Разновидностью многоорешка является *цинародий* (*лат*. cynarrhodium) розы и некоторых других растений, в котором отдельные орешки располагаются на внутренней поверхности разросшегося кувшиновидного цветоложа.

Соплодия. В отличие от плодов, соплодия образуются из нескольких цветков (например, у свеклы) или соцветий (ананас, инжир и др.), причем нередко соплодие включает в себя и ось соцветия (рис. 341).

Филогенетическая классификация основана на разделении плодов по группам в зависимости от типа

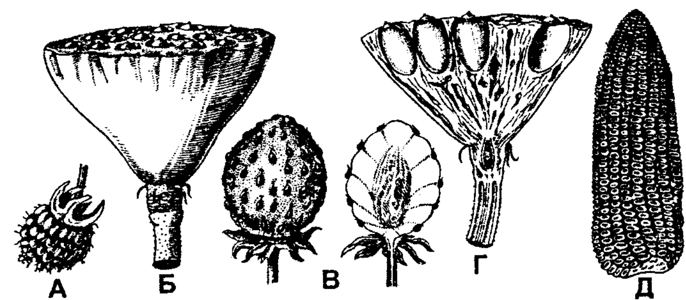


Рис. 340. *Сборные плоды:*
А – сборная костянка (малина обыкновенная – Rubas idaeus; Б, Г – сборный орех с мясистым ложем (лотос каспийский – Nelumbium caspicum); В – сборная семянка (земляника лесная – Fragaria vesca); Д – початок кукурузы – Zea mays (по В.Х. Тутаюк)

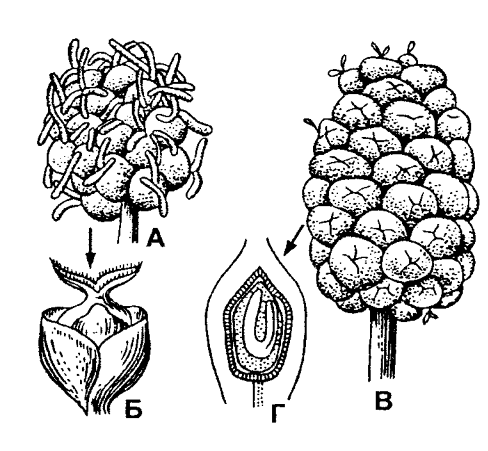


Рис. 341. *Соцветие и соплодие шелковицы (Morus alba):*
А – соцветие пестичных цветков; Б – пестичный цветок; В – соплодие; Г – один плод на продольном разрезе (по В. Г. Хржановскому и соавт.)

гинецея. В соответствии с этим признаком, различают апокарпные и ценокарпные плоды. Следует отметить, что морфологическая классификация плодов, несмотря на очевидную легкость и простоту в применении, во многом является искусственной, поскольку в группы зачастую объединяются совсем не родственные плоды. Филогенетическая классификация, напротив, весьма сложна и поэтому используется редко.

Апокарпные, или свободноплодиковые, плоды (апокарпии образуются из апокарпного гинецея, в котором плодолистики не срастаются друг с другом, т. е. остаются свободными (см. рис. 271). При образовании апокарпного плода из каждого плодолистика возникает отдельный плодик. Поскольку при описании морфологических типов плодов мы уже рассматривали особенности их строения, ограничимся лишь перечислением типов плодов, относящихся к конкретной группе.

Наиболее простым апокарпным плодом считается листовка. Полагают, что исходным вариантом была многолистовка, из которой впоследствии образовалась однолистовка путем редукции излишних плодолистиков.

В результате видоизменения листовки в различных направлениях возникли три типа плодов: орешек (многоорешек), к которому также относится и земляничина, поскольку у нее отдельные плодики устроены по типу орешка; боб и костянка.

Ценокарпные, или сростноплодиковые, плоды (***ценокарпии***) являются более прогрессивным типом плодов.

Полагают, что ценокарпные плоды происходят от многолистовки с мутовчатым расположением плодиков (циклической многолистовки). Синкарпная многолистовка имеется у троходендрона, чернушки и др. От этого типа плода возникла коробочка, которая в зависимости от типа гинецея может быть синкарпной, паракарпной или лизикарпной. Производным от коробочки плодом является стручок и стручочек.

К сухим ценокарпным плодам относят орех, желудь, крылатку, семянку и зерновку, которые обычно не вскрываются. Сочные ценокарпные плоды – это костянка, ягода, померанец (гесперидий), тыквина и яблоко.

Распространение семян и плодов

Для растения чрезвычайно важно, чтобы созревшие семена оказались на большем или меньшем расстоянии от родительского растения и там проросли. Для этого имеется немало веских причин. Прежде всего этим ограничивается или вообще исключается внутривидовая конкуренция, которая обычно более жесткая, чем межвидовая, поскольку особи одного вида тяготеют к одинаковым условиям произрастания и на ограниченной территории могут мешать друг другу. Кроме того, это облегчает перекрестное опыление. Наконец перенос семян обеспечивает расселение растения, что приводит к освоению ими новых территорий, а также обогащает видовое разнообразие растительных сообществ – фитоценозов.

Переноситься могут отдельные семена (такие растения обычно имеют вскрывающиеся плоды), плоды, соплодия, отдельные части растения и даже целые растения (как это происходит, например, у «перекати-поля»). Переносимые части растения называются *диаспорами* (*греч.* diaspeiro – рассеиваю, распространяю).

Относительно немногие растения распространяют свои семена самостоятельно, у большинства это осуществляют животные, человек или физические факторы (ветер или вода). В зависимости от того, каким образом происходит распространение семян и плодов, различают автохорию и аллохорию. Полагают, что именно из-за специализированного приспособления к конкретному типу переноса возникло такое богатое разнообразие морфологических особенностей различных плодов (рис. 342).

Автохория (*греч.* autos – сам, choreo – продвигаюсь) представляет собой распространение семян и плодов самим растением без участия каких-либо внешних факторов, при этом сами растения называются *автохорами*.

В наиболее простом варианте автохорию можно наблюдать при опадании созревших плодов (например, грецкого ореха или дуба) под действием силы тяжести – барохория (*греч.* baros – тяжесть). Такой тип широко распространен среди растений с тяжелыми плодами и семенами, однако у многих из них упавшие плоды впоследствии разносятся животными или водой, т.е. у них автохория сочетается с другими типами распространения.

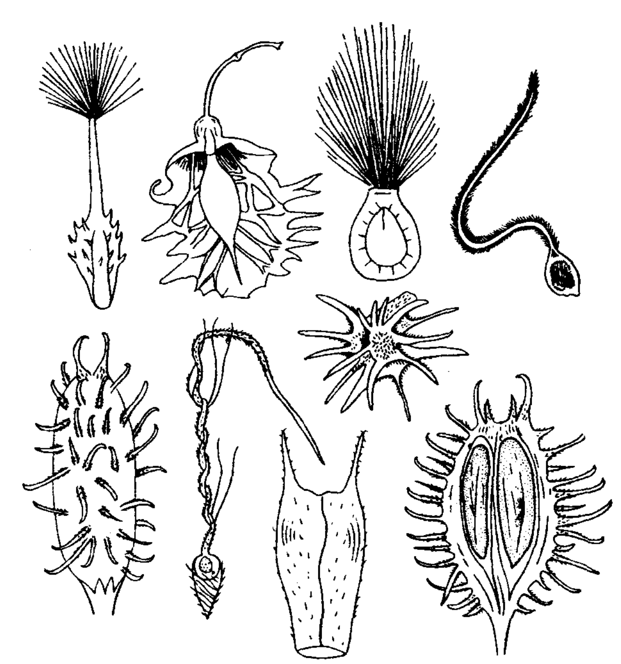


Рис. 342. *Придатки для распространения семян (по В.Х. Тутаюк)*

Баллисты представляют собой растения, у которых семена выбрасываются под силой внутреннего давления в живых или мертвых клетках. Наиболее известным примером является бешеный огурец из семейства тыквенных. У него в зрелом плоде создается высокое тургорное давление, доходящее до шести атмосфер. При отделении плода от плодоножки семена с большой силой выбрасываются через образовавшееся отверстие и отлетают от родительского растения на несколько метров. Если плод случайно сбивается проходящим мимо животным, то семена вместе со слизью попадают на его шерсть, прилипают, а когда подсохнут, постепенно отпадают (т. е. в этом случае также возможно комбинированное распространение семян). Так же распространяет семена другой представитель семейства тыквенных – циклантера взрывающаяся.

У кислицы клетки наружного слоя семенной кожуры содержат много сахаров, из-за чего к моменту созревания они сильно обводняются и набухают. Когда тургорное давление становится чрезмерным, наружный слой кожуры с силой разрывается и выбрасывает семена из коробочки.

У других баллист семена разбрасываются из-за возросшего напряжения в мертвых клетках плода. Например, когда зрелый боб раскрывается, его створки быстро скручиваются, отбрасывая семена на большое расстояние (например, у баухинии пурпурной – Bauhinia purpurea – до 15 метров!).

Ползучие диаспоры имеют щетинки, которые способны поглощать водяной пар из атмосферного воздуха (напоминаем, что такое свойство называется гигроскопичностью), в результате этого щетинки изменяют свою форму и, отталкиваясь от земли, передвигают семя на некоторое расстояние. Поскольку этот процесс обратим (щетинки то высыхают, то набухают вновь) семена могут отодвинуться от родительского растения на достаточное расстояние. Так распространяются семена у крупины обыкновенной, многих бобовых, сложноцветных и некоторых злаков.

Аллохория (*греч.* allos – другой, choreo – отхожу, продвигаюсь) представляет собой распространение

семян и плодов какими-то внешними факторами (биотическим или абиотическими). В зависимости от природы распространяющего фактора различают *зоохорию, антропохорию, анемохорию и гидрохорию.*

Зоохория (*греч.* zoon – животное, choreo – отхожу, продвигаюсь) – распространение семян и плодов животными. Этот способ распространения диаспор является весьма эффективным и осуществляется разными путями. Значительное число цветковых растений имеет съедобные плоды или семена, которые охотно поедают животные. У многих семена, проходя через желудочно-кишечный тракт, не перевариваются и сохраняют всхожесть. Поэтому, выйдя с пометом, семена оказываются не только на значительном расстоянии от родительского растения, но и находятся в окружении плодородных органических веществ (самого помета), которые обогащают почву вокруг семени и способствуют его прорастанию и дальнейшему развитию. Такой способ распространения семян животными называется *эндозоохорией* (*греч.* endon – внутри).

Как правило, эндозоохорные растения имеют сочные плоды или соплодия с яркой окраской, чтобы быть хорошо заметными, и сильным ароматом, чтобы привлекать животных с большого расстояния, особенно в темное время суток. Если поедаются не целые плоды, а лишь семена, то они обычно обладают яркой и сочной саркотестой или развитым ариллусом.

Наибольшее значение для эндозоохоров имеют птицы. Обладая склонностью к дальним перелетам, они перемещаются очень быстро, в результате чего семена могут оказаться на расстоянии в несколько сотен километров от родительского растения. Есть сообщения о нахождении в желудке голубя семян, которые могли быть съедены на расстоянии не менее 700 миль! Известно, что птицы совершают длительные перелеты на пустой желудок, чтобы не утяжеляться, однако, если в желудке все-таки сохраняется небольшое количество семян, то их переваривание замедляется, и дефекация наступает значительно позже, чем обычно, что также

способствует увеличению дальности переноса. Возможно, именно птицы являются главными факторами переноса многих растений на значительно удаленные территории. У определенных растений семена вообще не могут прорасти без предварительного прохождения через пищеварительный тракт птиц, где они подвергаются воздействию пищеварительных ферментов, размягчающих покровы семени. Так, семена некоторых растений после истребления человеком нелетающей птицы дронта на протяжении нескольких столетий не давали проростков. Однако, когда эти семена скормили гусям и после дефекации посадили в почву, они проросли! В поисках пищи птицы обычно ориентируются на внешний вид и вкус поедаемых плодов и семян, поэтому распространяемые ими диаспоры должны быть ярко окрашенными и вкусными (с точки зрения птиц, конечно). До созревания плоды и семена имеют зеленую окраску и содержат много кислот и горечи, что отпугивает птиц. Наличие или отсутствие у диаспор запаха для птиц, как правило, не имеет никакого значения, поскольку для нахождения пищи обоняние у них играет значительно ме́ньшую роль, чем зрение. Остается добавить, что перенос семян и плодов называется *орнитохорией* (*греч.* ornis – птица).

Кроме птиц, эндозоохорные диаспоры разносят различные млекопитающие. Чаще всего это различные обезьяны, грызуны и рукокрылые. Однако далеко не всегда съедобные плоды или семена поедают травоядные животные. Например, спелые арбузы при возможности включают в свой рацион лисы и шакалы, медведи охотно кормятся на ягодниках и т. д. В отличие от птиц, животные в поисках пищи в бо́льшей степени ориентируются на обоняние, чем на зрение, поэтому семена и плоды, которые они поедают, обычно имеют сильный аромат, привлекающий распространителей, что также является адаптацией растений.

Значительно ме́ньшую роль в распространении семян и плодов путем эндозоохории играют другие животные, однако их также следует назвать. Это некоторые рептилии (например, черепахи) – *заурохория* (*греч.* sauros – ящерица), рыбы – *ихтиохория* (*греч.* ichthys – рыба) и некоторые беспозвоночные животные.

Очень часто животные не поедают сразу семена или плоды, а уносят их и откладывают про запас, особенно в период изобилия пищи. В последующем обладатель запасов далеко не всегда вспоминает о своих кладовых, кроме того, он может попросту погибнуть прежде, чем успеет ими воспользоваться. В таких случаях семена через некоторое время прорастут, причем на бо́льшем или ме́ньшем расстоянии от родительских растений. Такой способ распространения диаспор получил название *синзоохории* (*греч.* syn – вместе).

Как правило, синзоохорные плоды сухие, что обеспечивает их способность к долгому хранению (понятно, что сочные плоды животным запасать невыгодно, поскольку сочная мякоть быстро сгниет и плод теряет для распространителя пищевую ценность), и богаты питательными веществами.

Запасы делают многие птицы (например, сойка, ореховка и др.) и грызуны (мыши, белки, бурундуки, хомяки и др.). Причем количество запасенной пищи может быть весьма значительным, например, обыкновенный хомяк в своих защечных мешках может натаскать на зиму в свои подземные кладовые до 30 кг (!) зерна, из-за чего его очень не любят земледельцы.

Очень велика роль муравьев в распространении семян и плодов посредством синзоохории. Многие муравьи носят в свое жилище семена и плоды различных растений. Некоторые из них в последующем поедаются целиком и поэтому не могут прорасти, однако часть растений выработали специфические адаптации для распространения семян муравьями. В частности, на кожуре таких семян имеются выросты из паренхимных клеток (обычно светлоокрашенные), богатые маслами, – *элайосомы* (*греч.* elaion – масло, soma – тело) или карункулы, которые привлекают муравьев, и в последующем они съедают не все семя, а только питательные выросты. Такие семена имеет первоцвет, подснежник, фиалка, молочай и др. У перловника выросты образуются не на семенах, а у основания колосков.

Наиболее часто *мирмекохоры* (т. е. растения, чьи семена разносятся муравьями) (*греч.* myrmex – муравей) произрастают в нижних ярусах широколиственных лесов. Например, среди травянистых растений дубрав относительная доля таких растений составляет 46%. Однако мирмекохоры можно обнаружить и в других фитоценозах, особенно в Австралии, где произрастает 1500 видов, тогда как во всех остальных регионах планеты – всего около 300 видов мирмекохоров.

Муравьи не могут унести крупные семена, поэтому диаспоры мирмекохоров обычно невелики, кроме того, в отличие от птиц или даже грызунов, муравьи перемещают семена относительно недалеко (обычно не далее десяти метров от родительского растения, редко дальше), однако они уносят почти все опавшие диаспоры, что практически гарантирует их распространение.

Далеко не всегда животные переносят съедобные семена и плоды, довольно часто им приходится распространять диаспоры, которые они сами не едят, причем делают это отнюдь не по собственной воле. Дело в том, что очень многие виды цветковых растений выработали адаптации, благодаря которым их диаспоры способны прикрепляться к телу проходящего мимо животного, которое в дальнейшем переносит их на значительные расстояния. Такой способ распространения получил название *эпизоохории* (*греч.* epi – на, над, сверху).

Способы прикрепления диаспор весьма разнообразны. Чаще всего для этого используются различные прицепки, которые образуются на отдельных плодиках, плодах или целых соплодиях, но никогда на семенах. Так распространяются плоды всем известных лопуха и череды из семейства сложноцветных, различных представителей семейств зонтичных и бурачниковых. У других растений плоды или семена выделяют клейкие вещества, с помощью которых диаспоры приклеиваются к телу животного. Очень клейкие плоды имеет тропическое растение пизония, причем если их приклеивается слишком много, то животное или птица оказывается настолько скованным в движениях, что может

из-за этого даже погибнуть. Здесь уместно вспомнить семена бешеного огурца, которые выбрасываются из плода окруженные клейкой слизью и прилипают к телу оказавшегося рядом животного. Клейкие диаспоры имеются у некоторых видов шалфея, плюмбаго европейского, некоторых сложноцветных и др.

Кроме адаптированных диаспор, имеющих специальные приспособления для прикрепления к телу животных и птиц, возможно также распространение семян и плодов (особенно мелких), которые вместе с комочками почвы пристают к телу того или иного распространителя.

А н т р о п о х о р и я (*греч.* antropos – человек). Роль человека в качестве распространителя диаспор растений проявляется весьма разнообразно. Во-первых, человек способен распространять семена и плоды всеми способами, которые были описаны выше для зоохории (поедая съедобные диаспоры, перенося их на своей одежде и т. д.). Во-вторых, человек вольно или невольно распространяет растения, когда путешествует, пересылает почту и товары, производит передислокацию войск и т.д. В-третьих, человек часто осознанно распространяет семена, прежде всего в соответствии со своими хозяйственными нуждами или для внедрения новых растений в уже имеющиеся фитоценозы.

Очевидно, в доисторический период роль человека как распространителя диаспор мало чем отличалась от животных или птиц. Но по мере становления цивилизаций участие человека в распространении растений становилось все более выраженным. Переход от собирательства к оседлому образу жизни сопровождался культивированием вблизи жилища полезных для человека растений. Миграция населения, военные походы, а в последующем и путешествия также способствовали переносу семян и плодов на новые территории. Открытие и освоение новых территорий человеком сопровождалось взаимным обогащением местной флоры. Например, после открытия Америки Колумбом в Старый Свет были перевезены неизвестные доселе растения: томаты, картофель, кукуруза и, к сожалению, табак. Все эти растения,

а также много других пришлись по вкусу европейцам и к настоящему времени широко распространились. Вместе с культурными растениями в Европу попали такие сорняки, как мерколепестник канадский, ромашка пахучая и др., а из Европы в Америку – пырей, василек, куколь и др. Однако далеко не всегда искусственная интродукция человеком новых видов оказывается полезной для местных видов, гораздо чаще это приводит к нарушению связей в сообществах. Например, перенесенный на новую территорию водяной гиацинт настолько размножился, что полностью вытеснил из водоемов местные виды растений, нарушив тем самым трофические связи, и даже сделал водоемы несудоходными.

Анемохория (*греч.* anemos – ветер) представляет собой распространение семян и плодов потоками воздуха – ветром. Наиболее простые приспособления для переноса ветром имеют многие эпифиты и паразиты – очень мелкие, а потому легкие семена. Например, масса семени эпифита орхидеи составляет всего 0,003 мг, а паразитического растения заразихи – 0,001 мг! Естественно, столь легкие семена образуются в огромном количестве и, подхватываясь даже слабым ветром, переносятся довольно далеко от родительского растения. Мелкими семенами также обладают рододендрон, эвкалипт, толстянковые и др. У некоторых растений семена не только мелкие, но еще и уплощенные, что увеличивает их парусность и позволяет планировать.

Семена мака высыпаются из дырочек в созревших коробочках, однако если при этом растение еще и раскачивается ветром, то диапазон распространения семян заметно увеличивается (например, у мака снотворного семена в ветреную погоду могут разлетаться на 15 м).

Если семена относительно крупные, то у них в качестве адаптаций к переносу ветром образуются различные плоские выросты – крылья или различного рода оперение. Крылатые семена имеют вяз, береза, граб, ольха, хмель и др. Плоское крыло позволяет семени планировать в полете, а поскольку у них смещен центр тяжести, семя крутится в воздухе и совершает

поступательное движение, что позволяет ему улететь на некоторое расстояние от родительского растения, даже если ветра нет вообще.

Оперенные семена широко распространены, их имеют представители разных семейств. Чаще всего оперение образуют волоски различной длины. Волоски могут покрывать всю поверхность семени (например, у ветреницы) или группироваться на определенной его части (обычно на верхушке), образуя хохолок (например, у семян одуванчика и других сложноцветных).

У некоторых растений диаспоры перемещаются ветром не в полете, а на поверхности грунта. У одних из них плоды представляют собой наполненный воздухом пузырь (естественно, там находится не только воздух, но и семена), благодаря чему они легко перекатываются под силой воздушных потоков. У других (например, у ревеня) плоды снабжены уплощенными крыльями и также перекатываются, когда дует ветер.

Наиболее ярким примером, когда в качестве диаспоры выступает целое растение, оторвавшееся от корня после созревания семян, является перекати-поле (к ним относятся клоповник, василек раскидистый и др.). Ветер легко гонит такие кусты, которые, перекатываясь, рассеивают свои семена. Подытоживая сказанное, следует отметить, что ветром могут распространяться не только специализированные для этого диаспоры, но также семена и плоды всех растений без исключения, если только ветер имеет достаточную силу (например, мощный смерч способен перенести на значительное расстояние даже самые крупные и тяжелые диаспоры).

Гидрохория (*греч.* hydro – вода) так же, как и анемохория, представляет собой распространение диаспор посредством абиотического фактора, только на сей раз в его качестве выступает вода. Семена или плоды, которые переносятся таким способом, должны обладать двумя качествами: защитой семени от морской воды и плавучестью. Для увеличения плавучести на диаспорах могут образовываться различные вспомогательные структуры. У разных растений диаспоры способны держаться

на воде не одинаково долго. Например, плодики рдеста плавают несколько дней, а стрелолиста – несколько недель и даже месяцев. Наиболее долго способны находиться в соленой воде без потери всхожести семян плоды некоторых пальм (например, кокосовых) – до нескольких лет. Это свойство позволяет диаспорам пальм мигрировать в просторах океана и заселять острова.

Вообще гидрохория широко распространена в природе, и реки, ручьи, паводковые воды и т. д. переносят семена и плоды многих растений, причем зачастую на большие расстояния.

Прорастание семян

Лишь у относительно небольшого числа покрытосеменных семена способны прорастать сразу после завершения созревания. Большая часть таких растений произрастает в условиях постоянно теплого климата без резких температурных скачков. В качестве примера можно привести ризофору, которая входит в состав мангровых зарослей. Напоминаем, что мангровые растения (*англ.* – mangrove) образуют густые заросли деревьев и кустарников по илистым берегам океанов и в устьях рек в зоне тропических лесов. Семена этого растения прорастают, еще находясь на дереве (т. е. до опадания), после чего уже сформированный проросток падает в илистое дно, быстро укореняется и развивается в молодое растение. Однако растения с быстропрорастающими семенами можно обнаружить не только в географических зонах с постоянным климатом, но и в умеренной полосе. Как правило, такие растения цветут и плодоносят ранней весной, и к наступлению холодного периода их проростки уже успевают нарастить достаточную вегетативную массу, окрепнуть и благополучно перезимовать. Если семена по каким-то причинам не проросли, они теряют всхожесть (напомним, что термином «всхожесть» обозначают способность семян прорастать).

Однако подавляющему большинству цветковых растений прорастанию предшествует более или менее

длительный период покоя. Семена с недоразвитым зародышем находятся в состоянии *морфологического покоя*. У большинства таких семян доразвитие зародыша происходит в набухших семенах на фоне высокой температуры окружающей среды (+10 – +25°С). Если условия не благоприятствуют прорастанию, то семена находятся в состоянии *вынужденного покоя*, который сопровождается максимальным замедлением физиологических процессов в структурах семени. Вынужденный покой позволяет семени «дождаться» благоприятного сочетания условий внешней среды и прорасти. Однако не всегда внешние факторы стабильны, и благоприятные условия нередко вскоре сменяются более суровыми. Поэтому семена растений, произрастающих в географических зонах с сезонными изменениями климата (прежде всего умеренного климата и тропического, сопровождающегося сменой засушливого и влажного сезонов), должны прорастать только тогда, когда условия внешней среды будут устойчиво благоприятными более или менее длительное время, чтобы проросток успел развиться в молодое растение и окрепнуть до наступления холодов или засухи. До этого времени семена находятся в состоянии *физиологического покоя*. Данное состояние отличается от вынужденного покоя тем, что физиологические процессы вовсе не заторможены, а напротив, могут быть довольно активными (дыхание, рост тканей зародыша и др.), но прорастание при этом не происходит.

Глубина физиологического покоя может изменяться даже у семян одного вида. Например, свежесобранные семена злаков легко вывести из состояния покоя, удалив покровы или частично их повредив, после чего они прорастут. У других растений (например, у яблони, клена и др.) семена находятся в состоянии глубокого физиологического покоя, и вывести их из этого состояния путем удаления покровов семени не удастся. Даже если семена и прорастут, проросток не разовьется в нормальное растение, а останется карликовым.

Для того чтобы вывести семена из глубокого физиологического покоя необходимо воздействие низких температур. В природе это происходит при наступлении

холодов, а в лабораторных условиях семена подвергают холодной стратификации – длительному (несколько месяцев) воздействию пониженных температур (от 0° до + 7° С) при хорошей аэрации во влажном субстрате (например, в песке или опилках). Если по каким-то причинам стабильно низкая температура повышается, семена прекращают готовиться к прорастанию и впадают в состояние вторичного покоя. Для того чтобы вызвать у них прорастание, необходимо после этого стратификацию начинать сначала. Это имеет большое адаптивное значение для растений, поскольку предотвращает нежелательное прорастание семян при кратковременном повышении температуры в период зимней оттепели.

Прорастание семян возможно только при благоприятном сочетании внешних абиотических факторов – температуры, влажности и аэрации. Причем для разных семян растений интенсивность этих факторов может быть различной и обычно зависит от условий произрастания растений данного вида. Например, семена северных растений прорастают при более низких температурах (пшеница при t от 0° до +1°С), а южные – при более высоких (семена пальмы при t от +20° до +25°С).

Процесс прорастания семян осуществляется в несколько этапов: набухание семян; проклевывание; гетеротрофный рост проростка и переход к автотрофному питанию. Инициирует *набухание* (начало прорастания) поступление воды в семя, которая, взаимодействуя с его биополимерами, вызывает их гидратацию. Это приводит к увеличению внутреннего объема семени и развитию онкотического давления (давления набухания), в результате чего семенная кожура лопается. Набухание очень мало зависит от внешней температуры и совсем не зависит от содержания кислорода и освещения.

Часто препятствует набуханию водонепроницаемость семенной кожуры, которую обеспечивают удлиненные клетки палисадного слоя, имеющие толстые оболочки, и водонепроницаемая кутикула, покрывающая кожуру. Такие семена называют твердыми, их набухание возможно после нарушения целостности покровов.

В природных условиях это обычно происходит при чередовании высоких и низких температур, подмораживании семян. Искусственно повредить кожуру можно обычным ошпариванием семян. Когда содержание воды в семени достигает 40 – 65% (напомним, что сухое зрелое семя обычно содержит не более 10% воды), начинается следующий этап – *проклевывание*. К этому моменту в семени активизируются ферменты, которые переводят нерастворимые запасные вещества в легкоусвояемую форму, усиливается дыхание. Первым из семени всегда появляется корешок, который выходит через микропиле, расположенное вблизи рубчика. Следует отметить, что в этот период рост тканей зародыша осуществляется путем обычного растяжения клеток за счет поступающей в них воды. Позже начинается деление клеток, и рост становится более интенсивным.

Вслед за корнем начинается развитие побега, причем оба органа демонстрируют противоположную реакцию на силу тяжести: у корня – положительный геотропизм, а у побега – отрицательный. Это обеспечивает правильную ориентацию главных вегетативных органов растения в пространстве. Рост корня и побега контролируется фитогормонами, которые у двудольных синтезируются непосредственно в тканях зародыша, а у однодольных поступают из эндосперма.

В развивающемся корне постепенно дифференцируются зоны, присущие молодому корню (зоны деления, растяжения, дифференциации, проведения), в нем начинают самостоятельно синтезироваться фитогормоны (цитокинины и гетероауксин), которые затем поступают в побег. Весь период времени, начиная с проклевывания семени и до формирования фотосинтезирующих вегетативных органов, развивающееся растение питается гетеротрофно за счет питательных веществ, запасенных в семени. Это *гетеротрофный этап*.

Развитие побега у разных растений идет неодинаково. У одних (например, огурец, фасоль, подсолнечник и др.) происходит сильное удлинение гипокотиля, или подсемядольного колена (участок побега между корнем и

семядолями), в результате чего семядоли выносятся на поверхность почвы. При этом эпикотиль (участок побега, расположенный между семядолями и первым листом) до наступления автотрофной стадии не развивается, а первыми фотосинтезирующими листьями становятся семядоли. Такой тип прорастания называется *надземным*, или *эпигеальным* (рис. 343). У других (например, каштана, дуба) семядоли остаются в почве и обеспечивают питание проростка, при этом эпикотиль удлиняется. Этот тип прорастания называется *подземным*, или *гипогеальным*. У злаков единственная семядоля превращается в щиток, поэтому рост побега осуществляется за счет мезокотиля. В расположенной на апексе побега почечке (плюмуле) синтезируется индолилуксусная кислота, которая является фитогормоном и относится к группе ауксинов.

Напоминаем, что все время, пока побег находится в почве, он (и корень тоже) питается гетеротрофно за счет запасенных в семени питательных веществ.

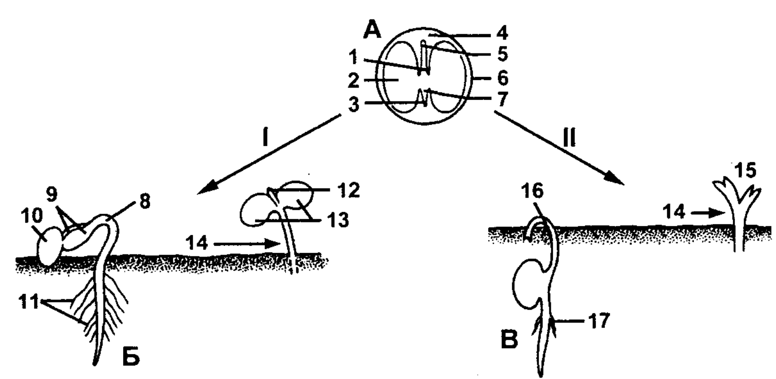


Рис. 343. *Типы прорастания семени:*
А – схема строения семени; Б – эпигеальное (надземное) прорастание, например у подсолнечника (эндосперма нет) или у клещевины (эндосперм имеется); В – гипогеальное (подземное) прорастание, например у огородных бобов (эндосперма нет); I – эпигеальное прорастание (удлиняется гипокотиль); II – гипогеальное прорастание (удлиняется эпикотиль); 1 – эпикотиль; 2 – семядоля; 3 – корешок; 4 – эндосперм; 5 – плюмула; 6 – семенная кожура; 7 – гипокотиль; 8 – искривленный гипокотиль; 9 – две семядоли; 10 – семенная кожура; 11 – боковые корни; 12 – плюмула; 13 – фотосинтезирующие семядоли; 14 – выпрямление, контролируемое фитохромом; 15 – первые зеленые листья; 16 – искривленная плюмула; 17 – боковые корни (по Н. Грину и соавт., с изменениями)

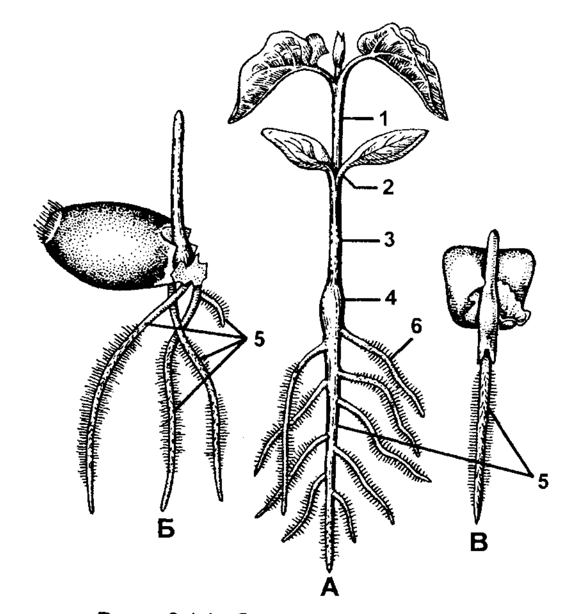


Рис. 344. *Строение проростков:*
А – фасоли; Б – пшеницы; В – кукурузы; 1 – надсемядольное колено, или первое междоузлие стебля; 2 – узел семядолей; 3 – подсемядольное колено; 4 – корневая шейка; 5 – зародышевые корни (главные корни); 6 – боковые корни (по В. Х. Тутаюк)

Такой побег еще не имеет окраски, поскольку он развивается без освещения, и называется *этиолированным*. Когда он достигает поверхности почвы, под действием света в его тканях образуются хлоропласты (более подробно механизм развития пластид описан в разделе, посвященном растительной клетке), в результате чего молодой побег зеленеет и постепенно переходит к автотрофному (фототрофному) питанию. Пока молодой побег пробивается сквозь почву, он остается искривленным в своей верхней части: при надземном прорастании искривляется гипокотиль, а при подземном – эпикотиль. Это происходит для того, чтобы защитить нежную почечку от механических повреждений грубой почвой. Как только проросток окажется над землей, содержащийся в его тканях фитохром реагирует на освещение и искривленный побег быстро выпрямляется (рис. 344).

Схематично жизнь растения можно разделить на несколько периодов. *Эмбриональный период* начинается с момента образования зиготы и завершается полным созреванием семени. *Ювенильный период* длится от прорастания семени до перехода к автотрофному питанию. Таким образом, в течение первых двух периодов питание осуществляется гетеротрофно, причем необходимые для этого вещества дает родительский спорофит. *Виргинальный период* жизни растения продолжается от начала автотрофного питания до первого цветения. Его продолжительность у разных покрытосеменных может широко варьировать от нескольких недель (однолетние травы) до десятилетий (многие деревья). Часто при этом строение молодых растений отличается от взрослых (например, форма листьев). Период жизни от первого цветения до последнего называется *периодом зрелости* и *размножения*, или *генеративным периодом*. Именно в этом периоде онтогенеза растение обильно плодоносит и оставляет потомство – плоды с семенами. У многих древесных растений этот этап длится не только десятилетия, но и столетия, а у некоторых долгоживущих

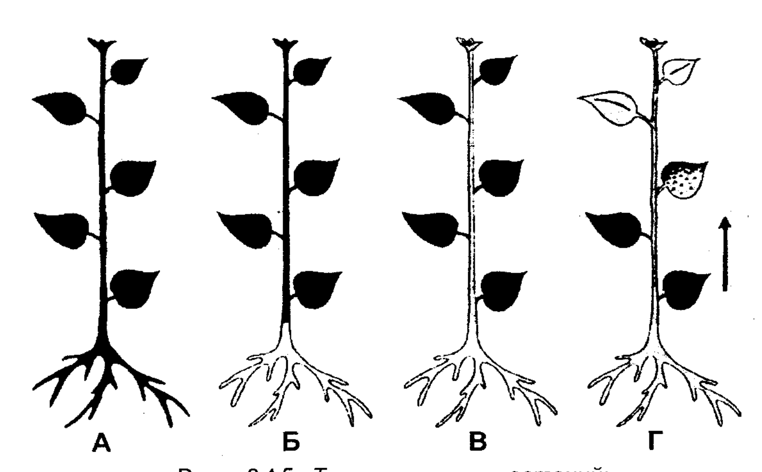


Рис. 345. *Типы старения растений:*
А – растение отмирает полностью; Б – отмирает только надземная часть; В – одновременное старение и опадение всех листьев; Г – постепенное старение листьев (по В. В. Полевому)

Таблица 6

Продолжительность жизни различных растений
(по В.Х. Тутаюк, с дополнениями)

Вид растения	Максимальная продолжительность жизни
Эфемеры	2 – 3 недели
Однолетние травы (однолетники)	1 год
Двулетники	2 года
Клевер (Trifolium)	от 2 до 5 лет
Костер (Bromus)	10 – 30 лет
Виноград европейский (Vitis vinifera)	80 – 100 лет
Яблоня карликовая (Malus baccata)	200 лет
Груша обыкновенная (Pyrus communis)	300 лет
Орех грецкий (Juglans regia)	300 – 400 лет
Роза собачья (Rosa canina)	400 лет
Тополь серебристый (Populus alba)	300 – 900 лет
Маслина европейская (Olea europaea)	600 лет
Бук лесной (Fagus silvatica)	600 – 900 лет
Липа крупноцветная (Tilia grandiflora)	1 000 лет
Дуб черешчатый (Quercus pedunculata)	1 000 лет
Сосна сибирская (Pinus sibirica)	1 200 лет
Ливанский кедр (Cedrus libani)	2 000 лет
Можжевельник обыкновенный (Juniperus communis)	2 000 лет
Каштан благородный (Castanea sativa)	2 000 лет
Тисс, негной-дерево (Taxus baccata)	2 000 лет
Кипарис (Cupressus fastigiata)	3 000 лет
Секвойядендрон (Sequoja gigantea)	5 000 лет

деревьев даже тысячелетия! Однако рано или поздно любое растение постепенно прекращает плодоносить и у него начинается этап увядания жизненных функций, который продолжается вплоть до естественной смерти растения. Этот последний этап жизни растения называется *этапом старости и отмирания*. Вместе с тем следует отметить, что старение может касаться не всего организма целиком, а какой-нибудь его отдельной части (рис. 345). Общая продолжительность жизни у разных растений чрезвычайно широко варьирует (гораздо шире, чем, например, у разных животных), и в табл. 6 приведены некоторые примеры.

Происхождение и классификация покрытосеменных

Непосредственные предки цветковых до сих пор еще не известны, поэтому поиск их остатков в исторических отложениях продолжается. Большинство специалистов придерживаются гипотезы о происхождении покрытосеменных от семенных папоротников. В качестве аргумента приводится сопоставление внешнего интегумента семязачатка цветковых с купулой наиболее высокоорганизованных семенных папоротников. Однако никаких существенных доказательств сторонники этой гипотезы, как, впрочем, и других, к настоящему времени привести не могут. Также не известна географическая область появления первых покрытосеменных.

Поскольку достоверные предки цветковых не известны, мы не знаем более или менее конкретного геологического времени появления этих растений. Самые древние остатки, которые несомненно принадлежат древним цветковым растениям, датируются нижнемеловым периодом мезозойской эры (примерно 120 млн. л. н.). В ту эпоху цветковые растения были однообразны и малораспространены, однако в середине мелового периода (около 100 млн. л. н.) они очень быстро (в течение нескольких миллионов лет) распространились по земному шару и, обладая великолепной адаптивной пластичностью, приспособились к самым разным экологическим условиям. Уже к середине мелового периода цветковые достигли выдающегося разнообразия форм, а начиная с середины мелового периода прочно заняли доминирующее положение в большинстве растительных сообществ.

В настоящее время цветковые растения являются наиболее процветающей группой растений. Это нашло отражение и в видовом разнообразии – по самым скромным подсчетам, на Земле произрастают не менее 250 000 видов и каждый год ботаники находят и описывают новые виды.

На протяжении истории развития ботаники немало ученых предпринимали более или менее успешные попытки систематизировать растения, в том числе

и цветковые. Первой из известных классификаций считается система итальянца **Андреа Чезальпино** (1583), а наиболее знаменитой – систематика **Карла Линней** (1735), безусловно, все эти систематики были искусственными. Попытки создать стройную систематику продолжались и продолжаются сейчас, поэтому нередко у разных ботаников имеются расхождения в некоторых вопросах, касающихся систематического положения того или иного вида. В настоящем пособии приведены положения наиболее распространенного разделения покрытосеменных на основные систематические группы.

К настоящему времени отдел «Цветковые растения» делят на два класса: класс двудольные, или магнолиопсиды, и класс однодольные, или лилиопсиды. В класс двудольных входит около 180 000 видов, которые объединяются в 10 000 родов и 325 семейств. Класс однодольных объединяет около 60 000 видов, 3000 родов и 65 семейств. Между этими классами имеется довольно много отличий (табл. 8), однако ни одно из них не является всеобъемлющим. Родственные связи между отдельными подклассами (согласно систематики А. Л. Тахтаджяна) показаны на рис. 346.

Таблица 7

Основные различия между представителями классов двудольных и однодольных покрытосеменных растений
(по А. Л. Тахтаджяну, с дополнениями)

Класс двудольные, или магнолиопсиды (Dicotyledonis, или Magnoliopsida)	Класс однодольные, или лилиопсиды (Monocotyledones, или Liliopsida)
1	2
Зародыш обычно с двумя семядолями, которые, как правило, прорастают надземно. Иногда зародыш с *одной семядолей* (например у чистяка, некоторых зонтичных); редко зародыш с тремя-четырьмя семядолями (дегенерия и идиоспермум). Семядоли обычно с тремя главными проводящими пучками. Конус нарастания располагается между семядолями, часто он окружен зачаточными листьями, вместе с которыми образует верхушечную почечку	Зародыш обычно с одной семядолей, которая занимает концевое положение, продолжая ось *зародыша. Семядоли обычно с* двумя главными проводящими пучками. Конус нарастания и почечка смещены и располагаются сбоку от продольной оси зародыша. В большинстве случаев подземное прорастание

1	2
Боковые вегетативные побеги имеют два предлиста – профилла (самые нижние, недоразвитые листья) и соответствующий им прицветничек (брактеолей), расположенных латерально (за исключением некоторых примитивных групп (например, кирказоновые, нимфейные и др., у которых они непарные и расположены вентрально)	Предлистья и брактеоли непарные (одиночные) и расположены на вентральной стороне побега или реже парные и расположены латерально (многие представители семейств лилейных, осоковых, злаковых и др.)
Листья обычно с перистым или реже с пальчатым жилкованием, иногда жилкование дуговидное или параллельное; обычно имеются свободные концы жилок (жилкование незамкнутое). Черешок обычно ясно выражен, и листья редко имеют влагалищное основание. Листовых следов обычно один – три, иногда больше	Листья обычно с параллельным жилкованием, однако главные жилки соединяются между собой короткими боковыми жилочками; реже жилкование дуговидное и очень редко пальчатое или перистое; свободных концов жилок, как правило, не бывает (жилкование обычно замкнутое). Листья обычно не расчленены на черешок и пластинку, часто с влагалищным основанием. Число листовых следов обычно большое
Проводящая система стебля обычно эустелическая и состоит из одного кольца проводящих пучков, реже сифоностелическая. Однако в обоих случаях развит камбий, обеспечивающий вторичное нарастание стебля в толщину. Камбий отсутствует у некоторых семейств (например, нимфейных). Во флоэме обычно имеется паренхима (отсутствует у некоторых семейств, например у кирказоновых и лютиковых). Кора и сердцевина обычно хорошо дифференцированы	Проводящая система стебля обычно атактостелическая, состоит из многих отдельных пучков. Иногда проводящие пучки образуют два и большее количество колец. Проводящие пучки обычно лишены камбия (иногда остаточный пучковый камбий присутствует, например у красоднев или гемерокаллис). Во флоэме нет паренхимы. Обычно нет ясно дифференцированных коры и сердцевины
Первичный (зародышевый) корешок обычно развивается в главный корень, от которого отходят более мелкие вторичные (боковые) корни, в результате формируется стержневая корневая система (но у многих травянистых форм корневая система мочковатая). Чехлик и эпидерма имеют в онтогенезе общее происхождение (за исключением порядка нимфейных)	Первичный корешок рано отмирает, заменяясь системой адвентивных (придаточных) корней, обычно образующих мочковатую корневую систему. Чехлик и эпидерма имеют в онтогенезе разное происхождение

1	2
Древесные или травянистые растения (травянистые растения возникли из древесных). Иногда вторичные древовидные формы (например, саксаул)	Обычно травы, иногда вторичные древовидные формы (например, пальмы). Первично древесные растения отсутствуют
Цветки 5- или реже 4-членные и лишь у некоторых, преимущественно примитивных групп, бывают 3-членные (например, у анноновых и кирказоновых)	Цветки обычно 3-членные, иногда 4- или 2-членные, но никогда не бывают 5-членными
Нектарники разных типов, часто представляют собой видоизмененные тычинки, редко бывают септальными	Нектарники преимущественно септальные, т.е. расположены на перегородках завязи
При делениях материнской клетки микроспор клеточные перегородки закладываются преимущественно по симультанному типу	При делениях материнской клетки микроспор клеточные перегородки закладываются преимущественно по сукцессивному типу
Оболочка пыльцевых зерен обычно трехбороздная или производных от нее типов (однобороздная только у немногих примитивных групп)	Оболочка пыльцевых зерен обычно однобороздная или производных от нее типов (чаще всего однопоровая), но никогда не бывает трехбороздной
Эндосперм обычно целлюлярный или нуклеарный, редко гелобиальный	Эндосперм гелобиальный или нуклеарный, очень редко целлюлярный

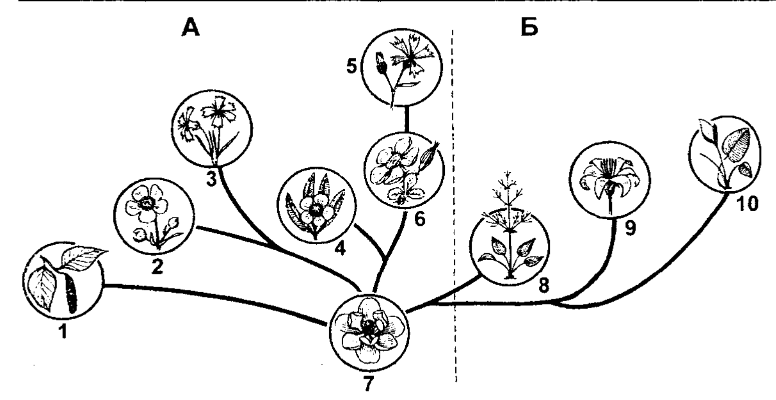


Рис. 346. *Родственные связи подклассов двудольных и однодольных цветковых растений:*
А – двудольные; Б – однодольные; 1 – гамамелидиды; 2 – ранункулиды; 3 – кариофиллиды; 4 – дилленииды; 5 – астериды; 6 – розиды; 7 – магнолииды; 8 – алисматиды; 9 – лилииды; 10 – арециды (по А. Л. Тахтаджяну, с изменениями)

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Какие признаки отличают покрытосеменных?
2. Почему покрытосеменные являются наиболее процветающей группой растений?
3. Какое строение имеет спорофит покрытосеменных?
4. Перечислите части цветка.
5. Что такое околоцветник? Каким он может быть?
6. Из чего состоит тычинка? По каким признакам различаются тычинки у разных растений?
7. Что такое гинецей? Какие типы гинецея вы знаете? Каково строение плодолистика?
8. Как составляются формула и диаграмма цветка?
9. Как у покрытосеменных осуществляется опыление? Назовите способы опыления.
10. Какие приспособления к опылению имеются у разных цветков?
11. Как происходит микроспорогенез, прорастание пыльцевого зерна и развитие мужского гаметофита?
12. Особенности семязачатка покрытосеменных. Как семязачаток может располагаться внутри завязи?
13. Как происходит мегаспорогенез и развитие женского гаметофита у покрытосеменных?
14. Опишите оплодотворение у покрытосеменных.
15. Как происходит развитие зародыша у разных групп покрытосеменных?
16. Чем эндосперм покрытосеменных отличается от первичного эндосперма голосеменных?
17. Типы развития эндосперма и их различия?
18. Что такое апомиксис? Полиэмбриония?
19. Какое строение имеет семя у разных покрытосеменных?
20. Какие классификации плодов вы знаете? На чем основываются эти классификации?
21. Как происходит прорастание семян?
22. Перечислите периоды жизни растений.
23. По каким признакам двудольные отличаются от однодольных?

ГРИБЫ (FUNGI)

Грибы составляют отдельное царство живых организмов. Длительное время их относили к растениям, но детальный анализ организации грибов говорит о том, что это самостоятельная группа, сочетающая в себе признаки как растений, так и животных. С растениями грибы сближает способность к неограниченному росту и тенденция к расчленению тела с формированием плодовых тел. Кроме того, грибы не способны к фагоцитозу, подобно животным, но они поглощают необходимые вещества через всю поверхность тела (адсорбированное питание), для чего у них имеется очень большая внешняя поверхность, что нехарактерно для животных. К признакам животных можно отнести и отсутствие пластид и соответственно гетеротрофный тип питания, отложение в качестве запасных веществ гликогена, а не крахмала (у подавляющего большинства грибов). В клетках грибов также откладываются жиры. Строение клетки грибов вносит некоторую сумятицу – как и растения, грибы обладают клеточной стенкой, однако в ее составе редко присутствует целлюлоза (она имеется только у некоторых низших грибов), зато есть азотсодержащий полисахарид хитин, характерный для животных (например, для кутикулы членистоногих). Поэтому грибы справедливо выделяют в отдельное царство. Этой точки зрения придерживаются и авторы настоящего пособия.

Общее строение грибов противоречит и основным положениям клеточной теории, согласно которой структурной и функциональной единицей любого организма является клетка. Организация грибов не всегда истинно клеточная: их протопласт заключен в оболочку, которая может быть разделена поперечными перегородками (септированные, или членистые грибы), или не иметь их (асептированные, несептированные, или нечленистые грибы). Отдельные компартменты септированных грибов при этом оказываются разделенными

неполными перегородками с отверстиями в них, через которые цитоплазма соседних компартментов свободно перетекает из одного в другой. Поскольку образование перегородок не связано с делением ядра, некоторые отсеки могут содержать одно или несколько ядер, а другие вовсе не иметь их.

Такая очень тонкая трубочка, содержащая многоядерный протопласт, называется *гифой* гриба. Напоминаем, что гифы могут быть членистыми (разделенными септами на отдельные компартменты) и нечленистыми (если поперечных перегородок по ходу гифы нет). Некоторые грибы не имеют гифовой организации и состоят из отдельных нерасчлененных клеток (например, дрожжи). Цитоплазма грибов содержит все органоиды, которые свойственны эукариотической клетке.

Отдельные гифы нарастают путем верхушечного роста, по своему ходу они могут сильно ветвиться. Группы гиф способны объединяться в продольные группы, образуя более крупные (в несколько метров длиной и несколько мм толщиной) тяжи, которые называются *ризоморфами* (*греч.* rhiza – корень, morphe – форма), они хорошо развиты у домовых грибов и у опят. Более плотные сплетения гиф формируют *склероции* (*греч.* skleros – твердый), из которых могут образовываться органы плодоношения. Совокупность гиф гриба составляет *мицелий*, или *грибницу*. Из мицелия также образуются плодовые тела грибов, которые в обыденной речи собственно и называются грибами. При этом плотно переплетенные группы гиф образуют *ложную ткань*, или *плектенхиму* (рис. 347). Плектенхима напоминает обыкновеную паренхиму, но, в отличие от последней, она образована не трехмерно делящимися клетками, а плотно сближенными тяжами гиф.

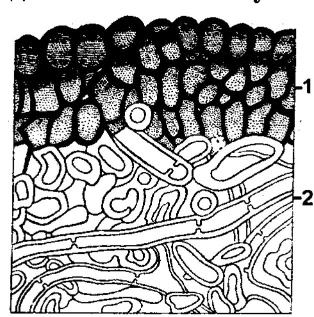


Рис. 347. *Ложная ткань гриба: 1 – наружный слой; 2 – внутренний слой (по М. В. Горленко)*

ПИТАНИЕ ГРИБОВ

Все грибы являются гетеротрофами, т. е. нуждаются в поступлении готовых органических веществ. Минеральные вещества гриб способен усваивать из окружающей среды, но органические он должен получать в готовом виде. В зависимости от потребности в конкретных веществах, тот или иной вид грибов заселяет определенный субстрат. Грибы не способны усваивать крупные частички пищи, поэтому всасывают исключительно жидкие вещества через всю поверхность тела. В этом случае огромная общая поверхность мицелия чрезвычайно выгодна. Для грибов характерно внешнее пищеварение, т. е. сначала выделяются в окружающую среду, содержащую пищевые вещества, ферменты, которые вне организма расщепляют полимеры до легкоусваиваемых мономеров, затем мономеры всасываются через всю поверхность гиф в цитоплазму. Некоторые грибы способны выделять все основные типы пищеварительных ферментов – протеазы, расщепляющие белки, липазы, расщепляющие жиры, и карбогидразы, расщепляющие полисахариды, поэтому они способны поселяться практически на любом органическом субстрате. Другие грибы выделяют лишь определенные классы ферментов и заселяют субстрат, содержащий соответствующие вещества.

В зависимости от способа потребления органических веществ, грибы могут быть симбионтами, паразитами или сапрофитами. *Симбионты* вступают во взаимовыгодные отношения с растениями в форме микоризы, о которой подробно рассказано ранее в соответствующем разделе ботаники. При этом гриб получает от растения необходимые ему органические соединения (главным образом углеводы и аминокислоты), в свою очередь снабжая растение неорганическими веществами. Симбионтами растений являются известные базидиальные грибы (например, белый гриб, подосиновик, подберезовик и многие другие).

Паразиты используют другие организмы в качестве поставщика нужных веществ односторонне, не принося хозяину никакой пользы, а нанося ему вред. Хозяевами

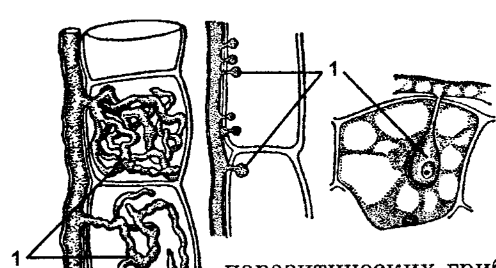


Рис. 348. *Гифы мицелия разных видов грибов с гаусториями (1) в корнях растения-хозяина (по Н. А. Комарницкому и соавт., с изменениями и дополнениями)*

паразитических грибов чаще всего являются высшие растения, но ими также могут быть животные, человек, а также грибы других видов. Для высасывания веществ из клетки-хозяина на гифах паразитов часто образуются гаустории, которые представляют собой боковые ответвления гифы, проникающие внутрь клетки-хозяина. Форма гаусторий весьма разнообразна (рис. 348). Паразиты проникают в тело хозяина через мелкие повреждения в его покровах, а паразиты растений для этого часто используют естественные отверстия в эпидерме – устьица (рис. 349, 350). В ходе роста гриб выделяет ферменты, разрушающие срединные пластинки между растительными клетками (пектиназы), из-за чего ткани размягчаются. Некоторые паразиты ограничиваются тем, что постепенно высасывают вещества из хозяина, но не приводят к его гибели, поскольку способны существовать только в живом организме. Другие выделяют ферменты, расщепляющие целлюлозу клеточной стенки (целлюлазы), что приводит к гибели клетки-хозяина, после чего паразит питается органическими остатками хозяина. К паразитическим грибам растений относят фитофтору, головневые и ржавчинные грибы, а также многие другие.

Рис. 349. *Фитофтора (Phytophtora parasitica): спорангиеносцы со спорангиями, выходящими через устьица (по Ю. Т. Дьякову)*

Некоторые грибы становятся паразитами только в определенных случаях. Например, известны виды, которые являются сапрофитами, но при этом они способны поселяться на ослабленных организмах (обычно высших растениях), переходя на паразитический образ жизни. Когда хозяин погибает, они продолжают жить на нем как сапрофиты, поглощая органические вещества того организма, на котором ранее паразитировали. Грибы, которые способны вести исключительно паразитический образ жизни (т. е. живут только на живом хозяине), называются *облигатными паразитами*. Формы, которые способны периодически менять образ жизни с сапрофитного на паразитический и обратно, называются *факультативными паразитами*. При этом облигатные паразиты обычно не приводят к смерти хозяина, поскольку для них это будет также губительно, тогда как деятельность факультативных паразитов чаще всего убивает хозяина, но они в дальнейшем могут жить и на мертвых остатках.

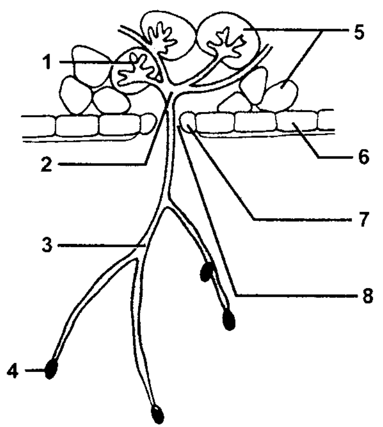


Рис. 350. *Phytophthora infestans, растущая в листе больного картофеля; на нижней поверхности листа видны свешивающиеся спорангиеносцы: 1 – ветвящийся гаусторий внутри мезофилла клетки-хозяина; 2 – межклеточная гифа; 3 – спорангиеносец; 4 – спорангий; 5 – клетки мезофилла листа; 6 – нижний эпидермис; 7 – замыкающая клетка; 8 – устьице (по Н. Грину и соавт., с изменениями)*

Сапрофиты питаются органическими веществами, которые не входят в состав живых клеток, поэтому они никому не приносят вреда. Напротив, утилизируя органические фрагменты погибших организмов, они (наряду с сапрофитными бактериями) составляют блок редуцентов – необходимое звено в трофической цепи любого биоценоза. Примерами таких грибов являются

пеницилл и мукор, известные любому в качестве плесени (соответственно голубого или белого цвета), покрывающей продукты питания, которые длительно хранятся, при комнатной температуре. Сапрофитами также являются дрожжи и многие другие грибы.

РАЗМНОЖЕНИЕ ГРИБОВ

Грибы размножаются половым и бесполым способами. Бесполое размножение может быть вегетативным и собственно бесполым. Под вегетативным размножением подразумевают почкование гиф или отдельных клеток (например, у дрожжей). Образующиеся почки постепенно отделяются, растут и со временем сами начинают почковаться. Гифы некоторых грибов могут распадаться на отдельные клетки, каждая из которых впоследствии дает начало новому мицелию. При этом если гифа распадается на тонкостенные клетки, то они называются *артроспорами*, или *оидиями*. Если клетки имеют толстые оболочки, то они называются *хламидиоспорами* (рис. 351).

Собственно бесполое размножение осуществляется посредством спор, зооспор и конидий, которые обычно образуются на специальных ветвях мицелия. В зависимости от способа образования различают *эндогенные* и *экзогенные* споры. Эндогенные споры характерны для бесполого размножения низших грибов. Они образуются внутри особых клеток, которые называются *спорангиями*, если образуются неподвижные споры (*спорангиоспоры*), или *зооспорангиями*, если споры подвижны (рис. 352). Зооспоры характерны для грибов, живущих в водной среде.

Экзогенные споры обычно называются конидиями (*греч.* konia – пыль, eidos – вид), они имеются у высших и некоторых низших грибов. Конидии образуются на вершинах или сбоку специальных гиф, ориентированных вертикально (*конидиеносцах*), которые могут быть простыми или разветвленными. Конидии покрыты плотной оболочкой, поэтому довольно

устойчивы, но неподвижны. Они могут подхватываться воздушными потоками и переноситься с ветром на значительные расстояния (например, описан случай, когда конидии гриба, вызывающего стеблевую ржавчину, были по воздуху перенесены на расстояние около 1000 км).

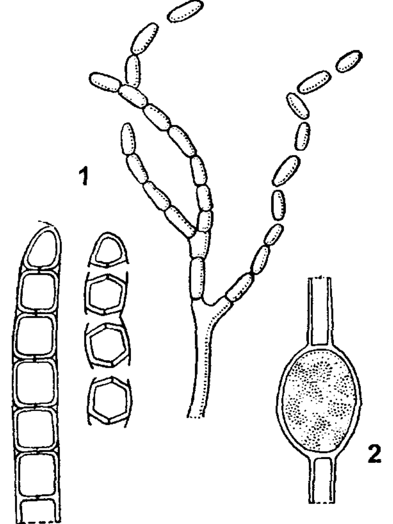


Рис. 351. *Вегетативное размножение грибов:*
1 – артроспоры; 2 – хламидоспора (по М. В. Горленко)

Половое размножение грибов может осуществляться разными способами (рис. 353). Для низших грибов свойственно слияние гаплоидных клеток путем изогамии, анизогамии (гетерогамии) и оогонии с образованием зиготы, которая покрывается толстой оболочкой, некоторое время остается в состоянии покоя, после чего прорастает. В случае оогамии развиваются половые органы – оогонии (женские) и антеридии (мужские). У многих грибов сливаются только клетки, находящиеся на разных типах мицелия, обозначаемых как «+» или «–», причем внешнее строение у них одинаковое, но в пределах своих групп половой процесс невозможен. Такие грибы называются *гетероталличными*, а те, которые имеют только один тип мицелия, – *гомоталличными*. Разные типы мицелия у гетероталличных грибов не следует связывать

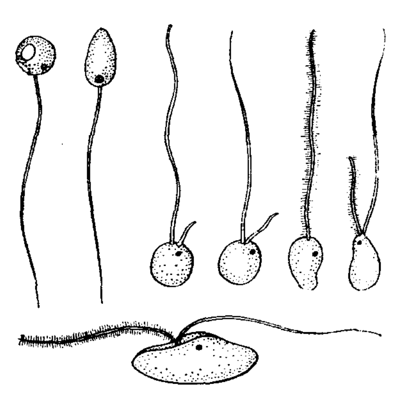


Рис. 352. *Типы жгутиков у зооспор грибов (по М. В. Горленко)*

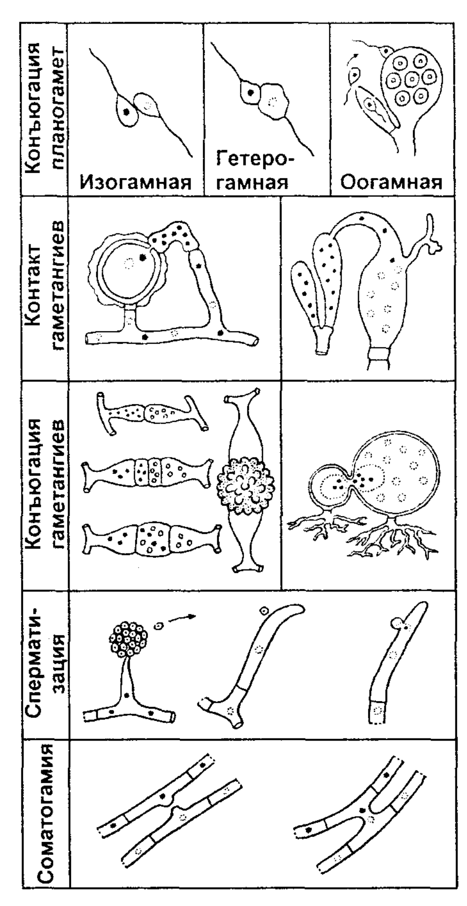


Рис. 353. *Типы полового процесса у грибов (по М. В. Горленко)*

с каким-либо полом, т. е. называть их мужскими и женскими.

У высших грибов половой процесс упрощается. При этом у сумчатых грибов могут сливаться не отдельные клетки, а половые органы – *гаметангиогамия*. Оплодотворение также может осуществляться с помощью мелких неподвижных клеток *спермаций*, такой процесс называется *сперматизацией*. У базидиальных грибов половой процесс представляет собой слияние участков вегетативных гиф, такая форма полового размножения называется *соматогамией*. При этом вначале сливается цитоплазма (плазмогамия), а затем – ядра (кариогамия).

Грибы, у которых половой процесс не обнаружен, относят к группе *несовершенных грибов*. Это объединение во многом является искусственным, и по мере обнаружения у того или иного вида несовершенных грибов полового процесса их относят к определенной систематической группе.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФОРМЫ ГРИБОВ

Условия жизни грибов могут быть самыми разнообразными. Грибы заселяют тот или иной субстрат в зависимости от потребности в конкретных веществах и способности синтезировать ферменты, расщепляющие эти вещества. Большинство грибов тяготеют к влажным местам – каждый знает, что плесень гораздо скорее разовьется на хлебе, который находится в полиэтиленовом пакете, а не открыто. Поэтому многие грибы весьма охотно заселяют различные виды почв, это *почвенные грибы*. Они питаются детритом, почвенным гумусом и участвуют в почвообразовательных процессах. Часто почвенные грибы вступают в симбиотические отношения с корнями высших растений, образуя микоризу. Грибы, предпочитающие жить на навозных кучах или богатой гумусом почве, относят к *копрофилам*. Часть почвенных грибов могут не только разлагать органические вещества отмерших организмов, но при случае питаются почвенными нематодами (представители класса круглых червей), т. е. являются хищниками.

Грибы, использующие в качестве пищевого субстрата древесину, называются *ксилофитами*. Некоторые из них питаются мертвой древесиной (поваленные деревья, ветви, листья и т. д.), поэтому являются сапрофитами. Другие используют древесину живых растений, т. е. являются паразитами.

Большинство *паразитических* грибов в качестве хозяев используют различные высшие растения, при этом они легко выдерживают кислую среду, которая создается в растительных клетках (для бактерий это обычно губительно). Однако многие поражают животных (беспозвоночных и позвоночных), а также человека.

Отдельной экологической группой грибов являются те из них, кто вместе с водорослями образуют лишайники. В этом симбиозе грибы составляют микобионт, а водоросли – фикобионт.

Происхождение грибов до сих пор неизвестно. Полагают, что разные группы имеют самостоятельное происхождение, в качестве возможных предковых форм

микологи (специалисты по грибам) рассматривают амебоидных флагеллят и бесцветных жгутиковых. Установлено, что грибы, соответствующие современным, уже существовали в меловом периоде мезозойской эры.

Систематика грибов. Грибы составляют самостоятельное царство гетеротрофных организмов, а не являются отделом царства растений. Поэтому в обозначении систематических групп мы употребляем -mycota, а не -mycetes, как принято у ботаников. Соответственно различают следующие отделы: *Хитридиомикоты, Оомикоты, Зигомикоты, Аскомикоты, Базидиомикоты* и *Несовершенные гр*ибы (Fungi imperfecti). Первые три отдела условно относят к низшим грибам, аскомикоты и базидиомикоты – к высшим грибам, а несовершенные грибы представляют собой сборную группу грибов, половой процесс которых еще не установлен.

НИЗШИЕ ГРИБЫ

У всех низших грибов гиф не имеют поперечных перегородок, т.е. они являются несептированными. Половой процесс у них происходит в форме гаметогамии (изогамия, гетерогамия, оогамия), или гаметангиогамии. Зигота некоторое время находится в состоянии покоя, после чего прорастает, образуя короткую гифу с зооспорангием с зооспорами, или спорангием с неподвижными спорами. Первое деление зиготы мейотическое, после чего все последующие деления ядер осуществляются митотически, следовательно диплоидной является только зигота, а все остальное поколение имеет гаплоидные ядра. К низшим грибам относятся три отдела: хитридиомикоты, оомикоты и зигомикоты.

Хитридиомикоты являются наиболее примитивными грибами. Они даже не образуют полноценный мицелий, при этом тело представляет собой многоядерную массу цитоплазмы (плазмодий), от которой могут отходить тонкие *зачаточные гифы*, не содержащие ядер. Клеточная оболочка отсутствует. Генеративные клетки (зооспоры и гаметы) имеют жгутик, поэтому подвижны.

Половое размножение осуществляется в виде изогамии, гетерогамии или оогамии. Большинство видов обитают в воде или в сильно увлажненных местах. Многие из них являются паразитами водорослей и высших растений. Наиболее известны ольпидий капустный, паразитирующий на корнях и корневой шейке рассады капусты и вызывающий заболевание черная ножка (рис. 354), представители рода синхитрий, поражающие картофель (рис. 355) и др. В настоящее время известно более 300 видов хитридиомикот.

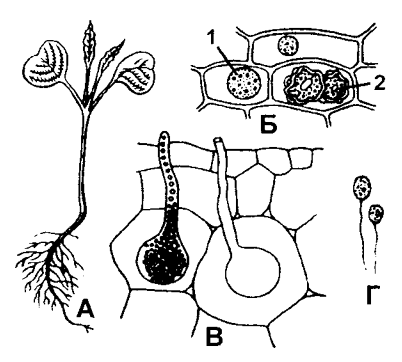


Рис. 354. *Ольпидий (Olpidium brassicae):*
А – рассада капусты, пораженная ольпидием; Б – плазмодий (1) и цисты (2) в клетках корневой шейки; В – зооспорангий в клетках корневой шейки; Г – зооспоры (по В. Г. Хржановскому и соавт.)

Оомикоты имеют хорошо развитый разветвленный мицелий, состоящий из нечленистых многоядерных гиф. Интересной особенностью оомикот является то, что в клеточной оболочке у них отсутствует хитин, но имеется целлюлоза, что несвойственно грибам, но характерно для растений. Бесполое размножение осуществляется посредством двужгутиковых зооспор, из которых прорастают гифы. Половой процесс происходит в форме оогамии. Значительное количество видов обитает в водной среде, являясь сапрофитами, другие паразитируют на

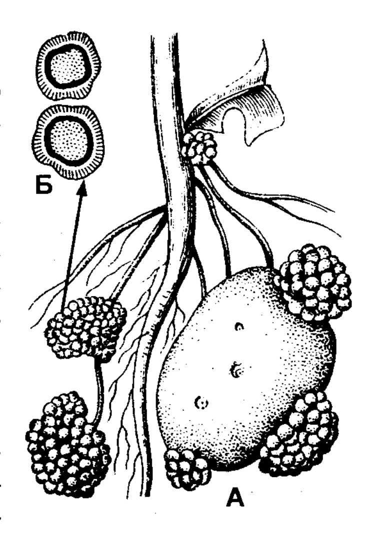


Рис. 355. *Синхитрий (Synchytrium endobioticum):*
А – клубни и столоны картофеля, пораженные синхитрием; Б – цисты (по В. Г. Хржановскому и соавт.)

высших наземных растениях. К этой группе относится известный паразит растений фитофтора (см. рис. 349, 350), который в тридцатых годах XX в. был завезен в Европу из Америки. Насчитывается около 300 видов оомикот.

Зигомикоты образуют хорошо развитый разветвленный мицелий, гифы обычно нечленистые. Бесполое размножение осуществляется посредством неподвижных спорангиоспор или конидиями. Половое размножение осуществляется в форме гаметангиогамии (зигогамии) без образования типичных гамет (рис. 356). При этом на концах гиф образуется по одной крупной многоядерной клетке, которая отделяется от нижней части гифы перегородкой. В случае контакта гиф гетероталличных («+» и «–») мицелиев, несущих гаметангии, клеточные стенки между ними растворяются, протопласты объединяются, а ядра сливаются попарно, становясь диплоидными. После этого зигота покрывается толстой оболочкой (обычно темного цвета) и становится зигоспорой. Затем многочисленные ядра внутри зигоспоры разрушаются, за исключением одного, которое делится мейотически, образуя четыре гаплоидные ядра, три из которых, в свою очередь, отмирают. В зависимости от того, к какому физиологическому типу относится оставшееся ядро, в дальнейшем из споры разовьется «+» или «–» штамм. Зигоспора вступает в период покоя, который она может пережить благодаря накопленным питательным веществам, после чего прорастает. При этом ее ядро многократно делится митотически, образуя многоядерную зародышевую гифу со спорангием, в котором содержатся гаплоидные споры «+» или «–», в зависимости от оставшегося ядра зигоспоры.

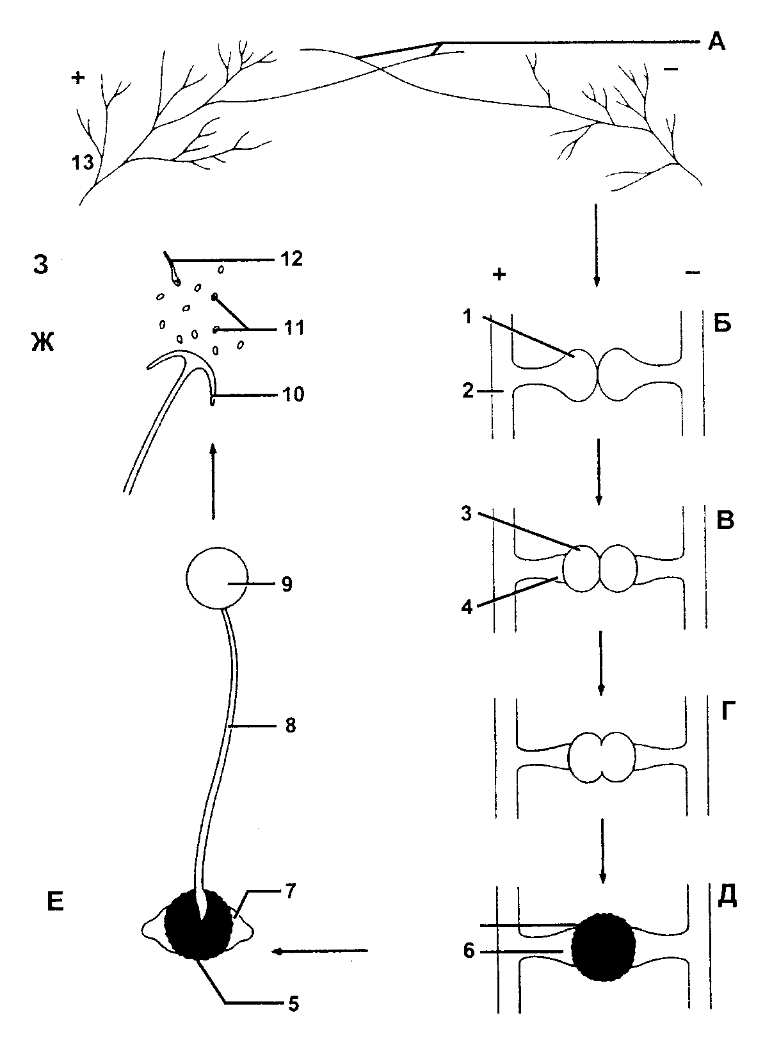


Рис. 356. *Половое размножение Rhizopus stolonifer. + и – обозначают противоположные типы спаривания. Последовательность происходящих событий:*
А – гифы штаммов, противоположных по типу спаривания, привлекаются друг к другу химическими аттрактантами; Б – на гифах образуются короткие выросты, которые соприкасаются своими концами; В – на конце каждого выроста поперечной стенкой отсекается многоядерный сегмент – гаметангий; Г – стенка между гаметангиями исчезает, (+) – ядра сливаются попарно с (–) – ядрами, и внутри зигоспоры образуется много диплоидных ядер; Д – зигоспора растет, образуя толстую черную, усеянную бугорками стенку и накапливая запасы питательных веществ, например липидов; Е – зигоспора – это покоящаяся спора, которая прорастает, если наступят подходящие условия (тогда тотчас же образуется спорангий); Ж – из спорангия высвобождаются споры (либо все +, либо все –) (см. в тексте); З – споры прорастают и дают начало новому мицелию; 1 – прогаметангий; 2 – гифа; 3 – многоядерный гаметангий; 4 – подвесок; 5 – зигоспора; 6 – подвесок; 7 – остатки подвеска; 8 – спорангиеносец; 9 – спорангий; 10 – вскрывшийся спорангий; 11 – гаплоидные споры; 12 – прорастающая спора; 13 – мицелий (по Н. Грину и соавт., с изменениями)

Большинство видов является сапрофитами, небольшая часть ведет паразитический образ жизни. Из сапрофитов наиболее распространены мукор, хлебная плесень (ризопус) и др. Всего известно около 400 видов зигомикот.

ВЫСШИЕ ГРИБЫ

ОТДЕЛ АСКОМИКОТА (ASCOMICOTA)

Все высшие грибы характеризуются наличием членистых гиф, так как по ходу гифы имеются поперечные перегородки – септы (рис. 357), которые делят их на отсеки (компартменты), сообщающиеся между собой через поры. Асковые грибы представляют собой одну из самых многочисленных групп грибов – к ним относится около 30 000 видов, т. е. 30% всех грибов. Их отличает огромное морфологическое разнообразие, среди них имеются микроскопические одноклеточные почкующиеся формы (например, дрожжи) и формы, образующие крупные плодовые тела (например, строчки). Содержание хитина в клеточных стенках относительно невелико (до 25%).

Размножение происходит половым и бесполым путями. *Бесполое размножение* осуществляется конидиями, которые чаще всего образуются экзогенно (реже эндогенно) на конидиеносцах, собранных в группы. Скопления конидиеносцев могут представлять собой пучки (коремии), подушечки (спородохии), образовывать слой на сплетении гиф – ложе.

Половое размножение проходит в форме гаметангиогамии, без образования дифференцированных гамет. Для этого на разных гифах образуются половые органы: мужские – антеридии и женские – архикарпы, которые представляют собой видоизмененные оогонии. У низших форм половой процесс напоминает зигогамию у зигомикот, поскольку образующиеся гаметангии внешне сходны и после их объединения сразу происходит слияние ядер. Однако у низших асковых грибов сливаются только два ядра многоядерных гаметангиев, а не все, т.е. отсутствует множественная кариогамия. Образовавшееся диплоидное ядро без периода покоя (в отличие

от зигомикот) делится мейотически, образуя гаплоидные ядра, а зигота трансформируется в сумку – аск (*греч.* askos – мешок).

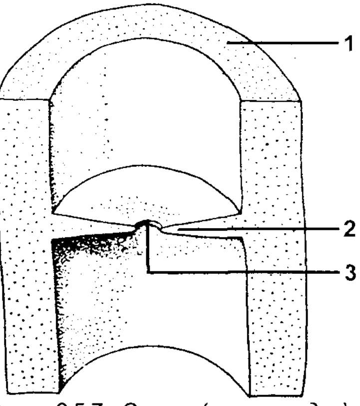


Рис. 357. *Септа (перегородка) в мицелии аскомицета: 1 – наружная стенка гифы; 2 – септа; 3 – пора (по И. И. Сидоровой)*

У высших форм половой процесс проходит более сложно. Архикарп у них дифференцирован на расширенную нижнюю часть – *аскогон* и верхнюю в виде изогнутой трубочки – *трихогину*. Антеридий представляет собой одноклеточную структуру цилиндрической формы. При соприкосновении гаметангиев трихогина врастает своим концом в антеридий, после чего содержимое антеридия перетекает по трихогине в аскогон (рис. 358). Слияние цитоплазмы гаметангиев (плазмогамия) не сопровождается слиянием их гаплоидных ядер, хотя они сближаются и располагаются попарно, образуя *дикарионы*. Затем из аскогона вырастают *аскогенные гифы*, одновременно ядра дикарионов делятся, что ведет к увеличению численности дикарионов. В каждую из аскогенных гиф проникают дикарионы. Завершается процесс образованием сумок (асков), которыми становятся концевые клетки, расположенные на концах аскогенных гиф, содержащие дикарион. Вначале гаплоидные ядра дикариона сливаются (происходит кариогамия), образуя диплоидное ядро. Без периода покоя это ядро делится мейотически, образуя четыре гаплоидных ядра, а те, в свою очередь, делятся митотически. В итоге появляются восемь гаплоидных клеток, которые становятся *аскоспорами*, а клетка, в которой они находятся, становится аском – сумкой. У некоторых видов количество спор может быть меньшим (четыре) за счет отсутствия митотического деления после мейотического или за счет дегенерации части гаплоидных ядер или большим (например,

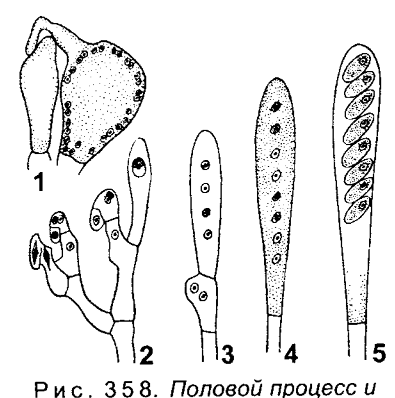


Рис. 358. *Половой процесс и развитие сумок у аскомицетов: 1 – аскогон с трихогиной и антеридий; 2 – развитие сумок по способу крючка; 3 – молодая сумка после мейоза; 4 – молодая сумка с восемью гаплоидными ядрами; 5 – зрелая сумка с аскоспорами (по И. И. Сидоровой)*

у подоспоры семь последовательных делений дают начало 128 аскоспорам).

Таким образом, в жизненном цикле асковых грибов имеется три стадии: гаплоидная стадия, когда мицелий размножается бесполым путем; стадия дикариона и самая короткая – диплоидная стадия, когда молодая сумка непродолжительное время содержит диплоидное ядро.

У многих сумчатых грибов половой процесс упрощается. У них не образуются антеридии, а вместо них функционируют вегетативные гифы, конидии или мелкие клетки *спермации*, которые могут образовываться даже не на соседних гифах, а на достаточном расстоянии от архикарпа. Потоками воздуха, воды или через насекомых спермации переносятся на трихогину, после чего происходит слияние цитоплазмы клеток. Случается, что могут отсутствовать оба гаметангия, тогда половой процесс протекает в форме *соматогамии*, т. е. сливаются вегетативные клетки. При этом следует отметить, что у сумчатых грибов есть формы с гомоталличным и гетероталличным мицелиями, причем последние всегда отличаются набором аллелей.

Аскогенные гифы с асками могут образовываться не только беспорядочно (в любом месте мицелия), как это происходит у низших форм, но и на *плодовых телах*, которые состоят из плотно переплетенных гиф. У сумчатых грибов имеются три типа плодовых тел: клейстотеций, перитеций и апотеций (рис. 359). *Клейстотеций* представляет собой полностью замкнутое плодовое тело с находящимися внутри асками, которые освобождаются после разрушения его стенок. *Перитеций* (*греч.* peri – возле, около, theke – сумка) обычно имеет кувшинообразную форму с отверстием в верхней части. *Апотеций* (*греч.* apotheke – хранилище) – это открытое плодовое тело, обычно чашевидной формы. В плодовых телах аски находятся в *гименеальном слое*, кроме них, там еще имеются стерильные гифы – *парафизы*, которые предохраняют аски от повреждений и, возможно, способствуют рассеиванию аскоспор.

Сумчатые грибы широко распространены в природе. Они способны жить на различных субстратах и активно участвуют в почвообразовательных процессах. Сапрофитные формы обитают в почве, органических остатках подстилки, некоторые сумчатые способны усваивать животный кератин, чего не могут делать другие грибы. Поселяясь на строительных материалах, содержащих органические вещества (например, древесина), они могут вызывать их порчу, чем приносят существенный вред. Часть видов, являясь паразитами растений (например, спорынья), грибов (например, нектрия), лишайников, животных, а также человека, приводит к развитию ряда заболеваний.

Вместе с тем многие сумчатые грибы широко используются в хозяйственной деятельности человека. Различные виды трюфелей (особенно черный французский

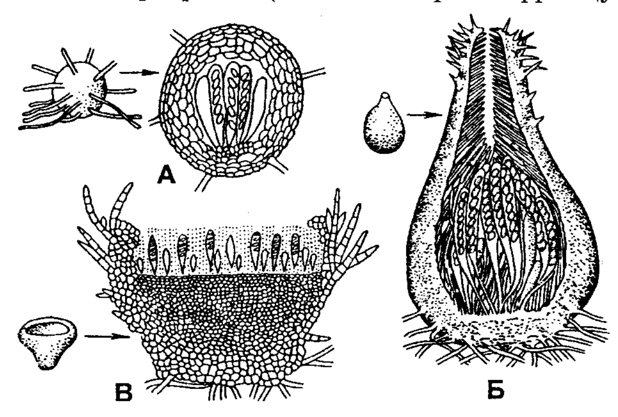


Рис. 359. *Плодовые тела эуаскомицетов (подкл. Euascomycetidae): А – клейстотеций; Б – перитеций; В – апотеций (по В. Г. Хржановскому и соавт.)*

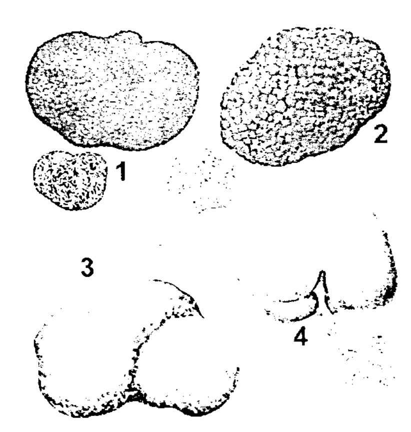


Рис. 360. *Трюфелевые грибы. Показаны внешний вид и разрез плодовых тел: 1 – трюфель черный (французский) (Tuber melanosporum); 2 – трюфель летний (Tuber aestivum); 3 – трюфель белый (Choiromyces meandriformis); 4 – трюфель африканский (Terfezia leunis) (по «Жизнь растений», т. 2)*

трюфель – рис. 360) обладают великолепным вкусом и ароматом, за что высоко ценятся гурманами. Соответствующим образом приготовленные сморчки и строчки (рис. 361) также годятся в пищу. Дрожжи незаменимы в хлебопечении и на бродильных производствах, другие виды используются для получения биологически активных веществ (антибиотиков, витаминов ферментов, алкалоидов, гиббереллинов и др.). Многие виды широко используются в генетических исследованиях.

Сумчатые грибы подразделяются на три группы.

1. *Голосумчатые*, или *первичносумчатые*, не образуют плодовых тел, сумки развиваются непосредственно на мицелии, размножение обычно осуществляется почкованием, при недостатке питательных веществ эти грибы образуют сумки с 4 – 8 аскоспорами. Часть видов являются сапрофитами, например дрожжевые грибы, другие ведут паразитический образ жизни.

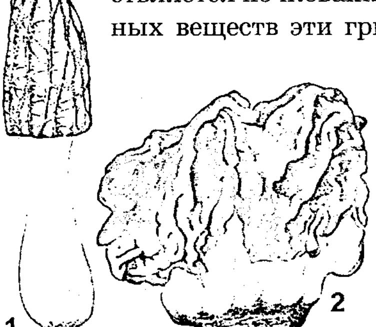


Рис. 361. *Пецицевые грибы: 1 – сморчок конический (Morchella conica); 2 – строчок обыкновенный (Gyromitra esculenta) (по «Жизнь растений», т. 2)*

2. *Собственно сумчатые*, или *плодосумчатые*, образуют плодовые тела всех трех типов, в которых развиваются сумки. Среди них имеются сапрофиты и паразиты. Некоторые сапрофиты (трюфель, сморчок, строчок) съедобны, многие используются для получения биологически активных веществ, например пенициллина.

3. *Локулоаскомикоты* образуют аски в аскостромах, которые представляют собой строму из переплетенных гиф, в которой по мере развития аскогенных гиф формируют полости – *локулы*, где в последующем будут находиться одна или несколько сумок. Освобождение аскоспор происходит через отверстие, которое прорывается в ткани стромы над локулой.

ОТДЕЛ БАЗИДИОМИКОТА (BASIDIOMICOTA)

Базидиальные (*греч.* basidion – небольшое основание, фундамент), как и сумчатые, относятся к высшим грибам. Для их мицелия характерно членистое строение гиф. Бесполое размножение осуществляется конидиями, но происходит редко. Половое размножение происходит в виде соматогамии, при которой сливаются две вегетативные одноядерные клетки гаплоидного мицелия. У небольшого количества гомоталличных видов могут сливаться клетки одного и того же мицелия. Большинство видов являются гетероталличными, соответственно у них соматогамия происходит только между гифами с противоположными знаками – «+» и «–». Половые органы у базидиальных грибов не образуются.

Как и у сумчатых грибов, вначале следует плазмогамия, т. е. слияние цитоплазмы клеток. Гаплоидные ядра сближаются, образуя дикарион, но не сливаются между собой. Клетки при этом могут делиться – при этом одновременно митотически делятся и оба ядра дикариона. В результате каждая клетка гифы содержит по дикариону. У большинства видов деление клеток сопровождается образованием боковых выростов – *пряжек*, что обеспечивает равное деление сестринских ядер и их распределение в дочерние клетки (рис. 362). Стадия дикариона очень длительная, она может продолжаться годами (у трутовиков даже десятилетиями). Мицелий при этом растет, пронизывая субстрат. Дикарионы, кроме того,

могут образовываться при переносе конидий на мицелий противоположного знака, у некоторых видов (например, у головневых) могут сливаться базидиоспоры.

Органы полового спороношения – *базидиоспоры* – развиваются экзогенно в особых структурах – *базидиях*. При этом происходит кариогамия – слияние ядер дикариона, и образуется зигота, которая без периода покоя делится мейотически. Образовавшиеся при этом четыре гаплоидные клетки становятся базидиоспорами, а клетка, от которой они возникли, – базидией. Обычно базидиоспоры располагаются на маленьких и тонких выростах базидии – *стеригмах*.

В зависимости от строения различают несколько типов базидий (рис. 363). *Холобазидия* имеет булавовидную форму и одноклеточное строение. *Гетеробазидия* состоит из расширенной нижней части – *гипобазидии* и верхней – *эпибазидии*, которая является выростом гипобазидии. *Фрагмобазидия*, или *телиобазидия*, образуется из толстостенной покоящейся клетки путем образования поперечных перегородок, которые делят ее на четыре клетки. По бокам от этих клеток развиваются базидиоспоры.

У примитивных форм базидии образуются на концах дикарионных гиф без формирования плодового тела. Однако у большинства видов базидиальных грибов базидии образуются на плодовых телах в спороносном (гимениальном) слое, или гимении. Кроме базидий, там имеются стерильные нити – парафизы (*греч*. para – возле, physa – вздутие), а у некоторых форм еще крупные

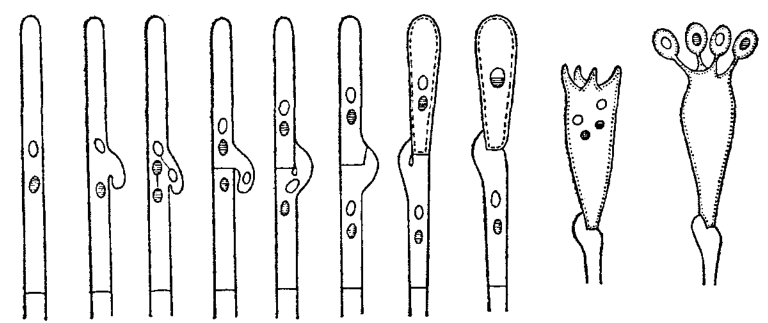


Рис. 362. *Образование «пряжки» на мицелии гименомицета (по Н. А. Комарницкому и соавт.)*

Рис. 363. *Типы базидии: 1 – холобазидия; 2, 3, 4 – гетеробазидии; 5 – склеробазидия, или фрагмобазидия (по Л. В. Гарибовой)*

клетки – цистиды, которые возвышаются над спороносным слоем и защищают его. Вся поверхность плодового тела, несущая гимениальный слой, называется *гименофором*. У низших форм он остается гладким, а у более высокоорганизованных образует пластинки, трубочки или шипы (рис. 364, 365, 366).

Перед отделением базидиоспоры внутри нее активируется гидролиз гликогена. Образовавшаяся при этом растворимая глюкоза является осмотически активным веществом, поэтому внутрь клетки извне поступает вода,

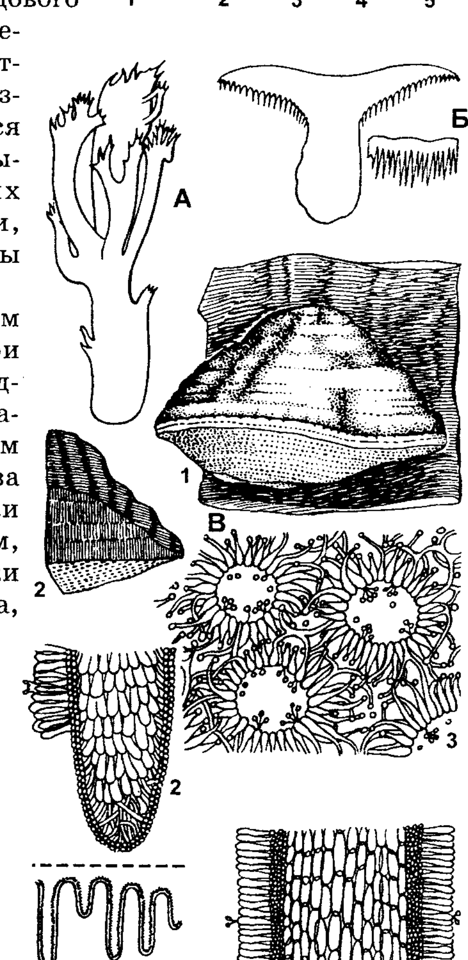


Рис. 364. *Типы гименофоров: А – рогатик с гладким гименофором; Б – ежовик желтый, внешний вид и участок шиловидного гименофора; В – настоящий трутовик: а – внешний вид; б – трубчатый гименофор; в – разрез трубчатого гименофора; Г – шампиньон, разрез пластинчатого гименофора (б) и край гименофора с гимением (а) (по Л. В. Гарибовой)*

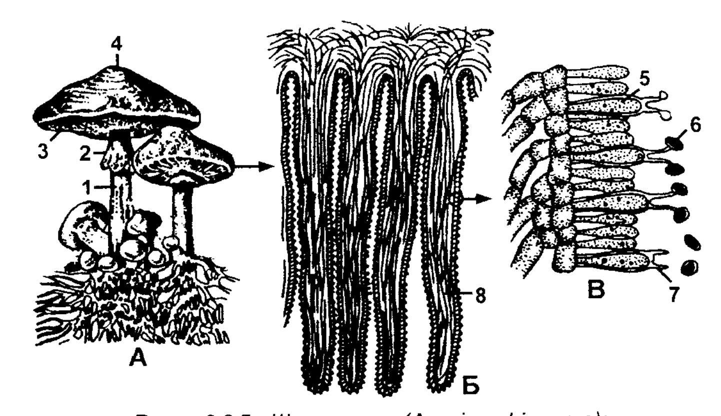


Рис. 365. *Шампиньон (Agaricus bisporus):*
А – мицелий с плодовыми телами; Б – продольный разрез пластинчатого гименофора; В – гимениальный слой; 1 – ножка плодового тела; 2 – остатки покрывала; 3 – гименофор; 4 – шляпка; 5 – базидия; 6 – базидиоспора; 7 – стеригма; 8 – плектенхима (по В. Г. Хржановскому и соавт.)

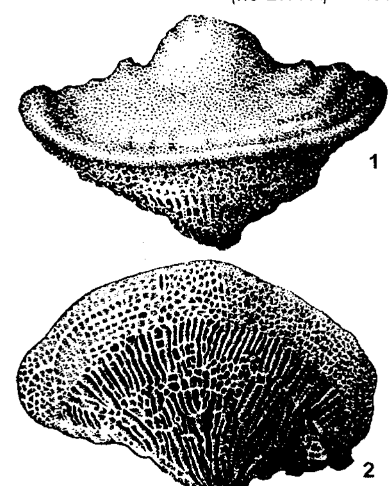


Рис. 366. *Дубовая губка (1) и лабиринтообразный гименофор дубовой губки (2) (по Л. В. Гарибовой)*

повышая тем самым тургорное давление протопласта. Когда давление становится слишком высоким, базидиоспора отделяется, получая некоторое ускорение, что обычно оказывается вполне достаточным, чтобы отлететь немного от плодового тела и быть подхваченной воздушными потоками. Так происходит рассеивание базидиоспор. Попав на подходящий субстрат, базидиоспора прорастает и постепенно формируется мицелий, состоящий из гиф с гаплоидными ядрами. Разрастаясь, гифы сталкиваются с гифами другого мицелия, и, если они оказываются с противоположными знаками, происходит соматогамия с образованием дикарионных гиф.

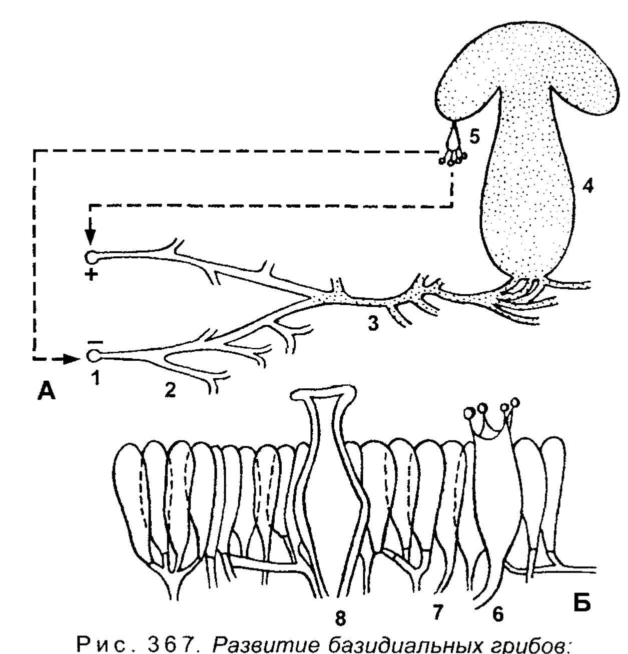


Рис. 367. *Развитие базидиальных грибов:*
А – цикл развития шляпочного базидиального гриба: 1 – базидиоспоры; 2 – гаплоидный мицелий; 3 – дикариофитный мицелий; 4 – плодовое тело из дикариофитного мицелия; 5 – базидия с базидиоспорами; Б – гимений базидиального гриба: 6 – базидия с базидиоспорами; 7 – парафиза; 8 – цистида (по Л. В. Гарибовой)

Таким образом, жизненный цикл базидиальных грибов состоит из трех стадий (рис. 367): короткой гаплоидной, которая включает в себя гаплоидную базидиоспору и выросший из нее мицелий; самой длинной дикарионной, которая продолжается с момента соматогамии до образования базидиоспор, и самой короткой диплоидной стадии, соответствующей диплоидной зиготе, с момента кариогамии до мейотического деления.

Базидиальные грибы распространены очень широко. Среди них имеются как микроскопические формы, так и формы с очень крупными плодовыми телами. Почти все шляпочные грибы являются базидиальными. По способу питания они могут быть сапрофитами и паразитами. Многие виды вступают в симбиоз с корнями растений, образуя микоризу. Большое количество шляпочных грибов съедобны, поэтому имеют серьезное хозяйственное значение

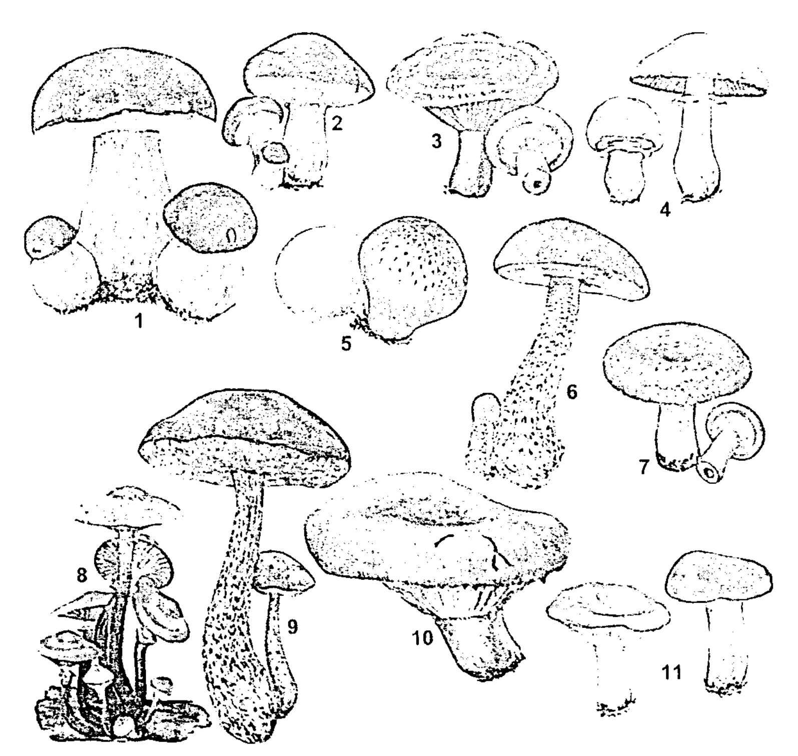


Рис. 368. *Съедобные грибы:*
1 – белый гриб (боровик); 2 – масленок; 3 – рыжик; 4 – шампиньон; 5 – дождевик; 6 – подосиновик; 7 – волнушка; 8 – опята; 9 – подберезовик; 10 – груздь; 11 – сыроежки (по А. И. Купцову)

(рис. 368). Напротив, ядовитые формы (например, бледная поганка, различные мухоморы и др.) содержат очень сильные яды, поэтому они опасны для человека.

Всего насчитывается свыше 30 000 видов базидиальных грибов, которые делят на три группы: Холобазидиомикоты, Гетеробазидиомикоты и Телиобазидиомикоты. *Холобазидиомикот* отличает наличие в плодовых телах гимениального слоя (гимения), который развивается на трубчатом (трутовиковые – различные трутовики и болетусовые – белый гриб, подберезовик, подосиновик и др.) или пластинчатом (пластинниковые – шампиньон, опенок, мухомор, бледная поганка и др.) гименофоре. Большинство из них сапрофиты. *Гетеробазидиомикоты* образуют сложные многоклеточные

гетеробазидии, очень часто формируют студенистые плодовые тела. В основном они являются сапрофитами, но есть и паразитические виды. Бо́льшая часть видов обитает в теплом климате (тропики и субтропики). *Телиобазидиомикоты* образуют фрагмобазидии, которые вырастают из покоящейся клетки – *телиоспоры*, способной переждать неблагоприятные условия (например, зиму) благодаря наличию толстой оболочки. Сюда относятся головневые и ржавчинные грибы, которые паразитируют только на высших растениях. Некоторые из них поражают культурные злаки (рис. 369), чем сильно снижают урожай.



Рис. 369. *Поражение головнёй:*
А – пшеницы;
Б – ячменя

НЕСОВЕРШЕННЫЕ ГРИБЫ, ИЛИ ДЕЙТЕРОМИКОТЫ (FUNGI IMPERFECTI, ИЛИ DEUTEROMYCOTA)

В эту гетерогенную группу объединены все грибы с членистыми гифами, но с неизвестным до настоящего времени половым процессом. Экспериментально установлено, что рекомбинация генетического материала у них осуществляется в ходе *гетероядерности* и *парасексуального процесса* (**Дж. Понтекорво**). Гетороядерность возникает в тех случаях, когда разнородные ядра переходят из одной гифы в другую. Если они после этого сливаются, возникает диплоидное ядро с разными аллелями. Дальнейшие митотические деления этого ядра обогащают генетическое разнообразие организма, причем измененные ядра могут опять стать гаплоидными в случае потери хромосом. Таким образом, рекомбинация аллелей у несовершенных грибов происходит в процессе митоза, а не мейоза.

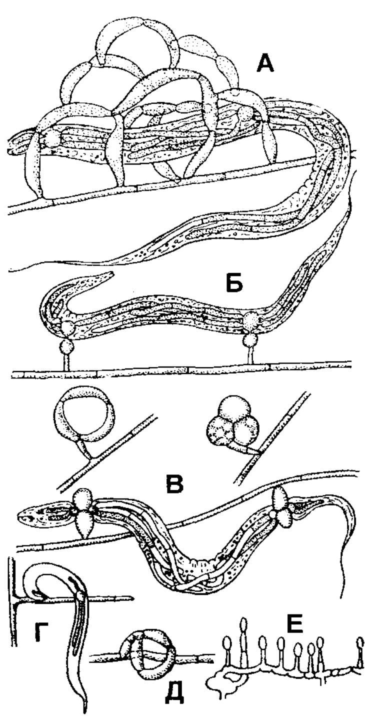


Рис. 370. *Типы ловушек хищных грибов:*
А – клейкие трехмерные сети;
Б, Е – клейкие головки;
В – сжимающиеся кольца; Г – клейкие выросты гиф; Д – несжимающиеся кольца (по И. И. Сидоровой)

Бесполое размножение осуществляется конидиями и систематическая характеристика (совершенно условная) базируется на форме конидий и расположении конидиеносцев. Представители этой группы имеют неодинаковое происхождение, поэтому их еще называют *формальной группой*. Несовершенные грибы чрезвычайно широко распространены в природе, среди них есть сапрофиты и паразиты, некоторые из них приводят к гибели высших растений. Всего насчитывается более 30 000 видов несовершенных грибов. Согласно наиболее распространенной систематике итальянского миколога **П. А. Саккардо**, различают три группы несовершенных грибов: *Гифомикоты*, *Мелянкониевые* и *Сферопсидные*.

Гифомикоты являются самой крупной группой несовершенных грибов. Конидиеносцы у них могут быть одиночными, или они собраны в группы – пучки (*коремии*) или сплетения (*спородохии*). Различные виды гифомикот могут быть наземными или водными, а по типу питания сапрофитными и паразитами. Среди сапрофитов имеются виды, которые продуцируют антибиотики, и поэтому используются человеком в биотехнологическом производстве. Паразиты растений (фитопаразиты) вызывают заболевания высших растений, которые могут существенно снижать урожаи (например, гриб ботритис, вызывающий

серую гниль различных частей растений). Интересную группу составляют хищные гифомикоты, которые способны улавливать различных беспозвоночных (простейших, коловраток, нематод и даже мелких насекомых) и в дальнейшем питаться ими. Для поимки своих жертв хищные грибы формируют ловушки из особых гиф (рис. 370).

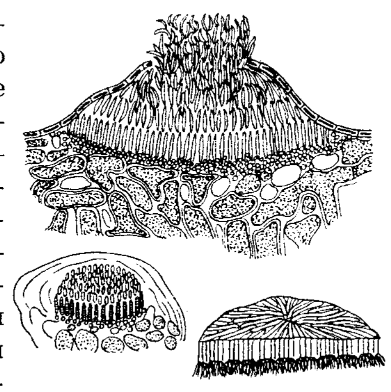


Рис. 371. *Строение ложа меланкониевых грибов (по Л. Н. Левкиной)*

Меланкониевые формируют плотный слой переплетенных конидий на более или менее плоском ложе (рис. 371). Большинство видов (а их всего около 1000) являются сапрофитами, некоторые ведут паразитический образ жизни, поражая надземные части растений. Они вызывают заболевания пятнистость и антракноз.

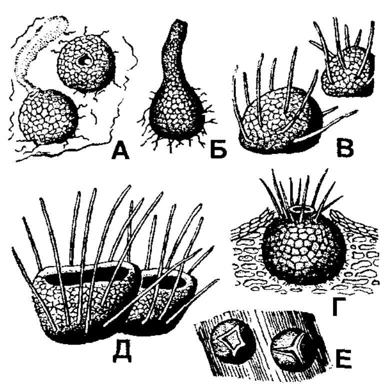


Рис. 372. *Пикниды родов: А – фома (Phoma); Б – пленодом (Plenodomus); В – хетомелла (Chaetomella); Г – войновиция (Wojnowicia); Д – динемаспориум (Dinemasporium); Е – дисцелла (Discella) (по Г. Д. Успенскому)*

Сферопсидные (пикнидиальные) образуют конидиеносцы внутри особых споровместилищ – *пикнид*, которые имеют шаровидную, овальную или грушевидную форму с отверстием на вершине (рис. 372). Споры (их также называют стилоспорами, или пикноспорами) выходят из пикнид через имеющиеся на поверхности отверстия. Сферопсидные грибы широко распространены, кроме районов Крайнего Севера и Антарктиды. Часть из них сапрофиты, другие – паразиты высших и низших растений, грибов и лишайников. Многие виды вызывают

заболевания культурных растений, например фому свеклы, белую гниль винограда, аскохитоз гороха, сухую гниль кукурузы и др. Всего известно около 6000 видов сферопсидных грибов.

ЗНАЧЕНИЕ ГРИБОВ

Являясь не самыми заметными организмами (обычно видны только плодовые тела грибов, поскольку мицелий спрятан в субстрате), грибы, однако, играют важную роль в жизни природных сообществ. Их основное значение состоит в участии в круговороте веществ. Грибы-сапрофиты перерабатывают различные органические остатки, повышая плодородие почв. Наличие специальных ферментов (например, целлюлазы) позволяет им расщеплять компоненты клеточных стенок растительных клеток. Подстилочные сапрофиты успешно разлагают лесную подстилку, которая образуется из опавших листьев, сучьев и т. д. Велика роль грибов в качестве симбионтов высших растений (микориза).

Некоторые виды муравьев (листорезы) специально культивируют грибы в особых отсеках своего муравейника. Для этого они предварительно срезают кусочки листьев с деревьев, которые нередко после слаженной работы муравьев остаются совершенно голыми и переносят их в муравейник, после чего измельчают и дожидаются развития грибов, которые они употребляют в пищу. Даже в процессе переселения такие муравьи не расстаются со своими кормильцами – они обязательно переносят с собой кусочки субстрата с мицелием, а после того как построят новый муравейник, опять приступают к разведению грибов.

Отрицательное значение грибов состоит в том, что многие из них являются паразитами и вызывают тяжелые заболевания растений, животных и других организмов. Ряд грибов продуцируют вещества, подавляющие рост высших растений. Интересно, что среди грибов встречается даже сверхпаразитизм, когда на одном паразите развивается другой, его собственный паразит (например, представитель спорыньевых *кордицепс спорыньевый* обитает на склероциях другой спорыньи, в свою очередь паразитирующей на злаке).

Очень большое значение имеют грибы в хозяйственной деятельности человека. Многие шляпочные грибы съедобны, поэтому широко употребляются в пищу (см. рис. 360, 361, 368). Это особенно удобно, поскольку для развития грибов не нужны предварительные затраты, как, например, при выращивании злаков или других сельскохозяйственных культур, поскольку грибы сами растут на подходящих для них субстратах. Однако в последнее время для удовлетворения возросшего спроса на грибы создаются специальные хозяйства по их промышленному выращиванию. К сожалению, для этого пока пригодны лишь немногие виды (например, шампиньон и вешенка), но, может быть, в недалеком будущем количество культивируемых человеком грибов увеличится.

Различные микроскопические виды широко используются для получения биологически активных веществ. Именно у грибов были открыты и выделены антибиотики. Еще в 70-х годах XIX в. отечественные ученые **В. А. Манассеин** и **А. Г. Полотебнов** использовали плесени пенициллов для лечения сифилиса и кожных заболеваний. Открытие в 1928 г. английским ученым **А. Флемингом** пенициллина позволило спасти миллионы людей от различных бактериальных инфекций. За это ученый был удостоен Нобелевской премии. Активные штаммы пеницилла открыты отечественным иследователем профессором **З. В. Ермольевой** и ее сотрудниками (1942). Сейчас известно, что по меньшей мере 12 видов пенициллов способны выделять пенициллин, а также другие антибиотики (например, гризеофульвин, эффективное средство против стригущего лишая и других грибковых заболеваний). Различные антибиотики выделяют аспергиллы (например, фумагиллин, применяемый при амебиазе – дизентерии), триходермы, гладиокладиум и др.

Алкалоиды, полученные из склероциев спорыньи, широко применяют для лечения сердечно-сосудистых и нервных заболеваний.

В бродильном производстве и хлебопечении невозможно обойтись без участия дрожжевых грибов. Использование этого микроскопического гриба является первым биотехнологическим опытом человека – установлено, что еще за шесть тысяч лет до н. э. на территории современного Ирана люди варили пиво (а может быть, намного раньше?!). Попытки заменить дрожжи на химические реагенты, выделяющие в процессе реакции газообразный углекислый газ при хлебопечении, применялись (например, в Германии в первой половине XX в.), однако все они закончились неуспешно.

Грибы являются активными продуцентами различных ферментов, что объясняется особенностями их питания. Напоминаем, что у грибов пищеварение внешнее, для чего в пищевой субстрат выделяются ферменты, а затем через поверхность тела всасываются расщепленные вещества. Это свойство грибов – выделять во внешнюю среду ферменты – делает возможным промышленное получение нужных ферментов. При этом определенные штаммы сначала выдерживают в питательной среде, после чего выделяют из этой среды чистый фермент. Полученные таким образом ферменты широко используют в различных отраслях пищевой промышленности. Например, протеазы применяют для обработки белков, амилазу – для гидролиза крахмала, пектиназы – для осветления соков, целлюлазы – для улучшения качества грубых кормов с высоким содержанием целлюлозы и т. д.

С помощью аспергилла (Aspergillus niger) получают промышленные объемы лимонной кислоты. Плесневые грибы используют для приготовления некоторых ценных сортов сыра (например, рокфор, камамбер, итальянская горгонцола и др.).

Использование в биотехнологическом производстве грибов позволяет получить вещества, необходимые для сельского хозяйства. Например, дрожжевые грибы содержат большое количество белка, из них получают кормовой белок. Другие грибы продуцируют фитогормоны, например, гиббереллин даже получил свое название от сумчатой стадии гиббереллы фуджикуроя

(гриб из рода фузариум). Эти производства очень выгодны, поскольку в качестве пищевого субстрата используют отходы производства, в том числе и углеводороды нефти. Вместе с сапрофитными бактериями грибы используются для очистки сточных вод.

Однако далеко не все грибы полезны для человека. Ряд грибов содержат высокотоксичные вещества, причем многие из них не разрушаются при кипячении (рис. 373). Употребление таких грибов в пищу чрезвычайно опасно и нередко приводит к смерти. Некоторые из них живут на человеке как паразиты, вызывая ряд заболеваний кожи (например, трихофитию – стригущий лишай, паршу, дерматиты), дыхательной и других систем. Несомненно вредят хозяйственным интересам человека возбудители заболеваний сельскохозяйственных растений (фитофтора, спорынья, головневые, ржавчинные и многие другие). Например, в 1845 г. в Ирландии широкое распространение фитофторы привело к полной гибели урожая картофеля, что повлекло за собой голод и последующую панику. В результате к 1851 г. численность населения страны уменьшилась на 2 млн. человек – одни умерли от голода, другие сочли за благо уехать. Милдью, или ложная мучнистая роса, была завезена в Европу из Америки и быстро уничтожила почти все виноградники Франции.

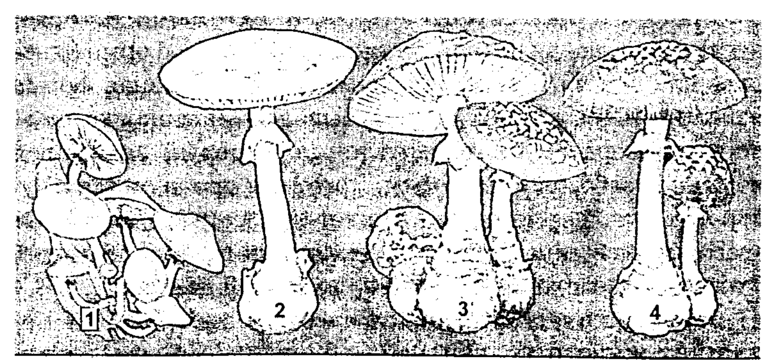


Рис. 373. *Ядовитые грибы:*
1 – ложные опята; 2 – бледная поганка; 3 – красный мухомор; 4 – пантерный мухомор (по А. И. Купцову)

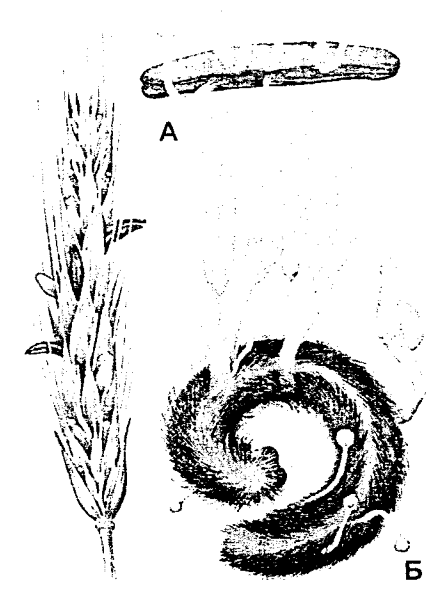


Рис. 374. *Спорыньевые грибы:*
А – спорынья пурпурная (Claviceps purpurea) (слева – колос со склероциями, справа – проросший склероций); Б – кордицепс военный (Cordyceps militaris) на гусенице (по «Жизнь растений», т. 2)

Иногда паразиты растений одновременно оказываются опасными и для человека. Например, сумчатый гриб спорынья поражает во время цветения хлебные злаки (рис. 374). В образующихся при этом рожках (склероциях) содержится много (0,0001 – 0,75%) сильнодействующих алкалоидов (производные лизергиновой и изолизергиновой кислот, а также клавинные алкалоиды – агроклавин, элимоклавин и др.), которые воздействуют на нервную систему, вызывают сокращение гладких миоцитов. Употребление в пищу продуктов, приготовленных из пораженного зерна, вызывает развитие клавицепсотоксикоза, или эрготизма, который протекает в гангренозной или конвульсивной форме (в народе называется «злыми корчами»). Гангренозная форма известна очень давно и ранее называлась «антонов огонь», по имени ордена Святого Антония, который занимался помощью заболевшим людям. Эрготизм проявляется в судорогах, галлюцинациях и может привести к смерти. От этого заболевания в средние века умирало немало людей (только в Лиможе в 994 г. умерло 40 000 человек).

Паразитические грибы вызывают заболевания домашних животных, например аспергиллез птиц, развивающийся в легких, стахиботриотоксикоз (по названию гриба-возбудителя) лошадей, заболевания рыб и др.

Вредят не только паразиты, деятельность многих сапрофитных грибов тоже может быть опасной, но, в отличие от паразитов, они портят продукты питания и разрушают предметы окружения человека, используя их в качестве субстрата. Таким образом портятся меховые и кожаные изделия, ткани на основе природных волокон (шелковые, шерстяные, льняные, хлопчатобумажные). Чешский миколог **В. Рипчек** установил, что ксилофиты (грибы, разлагающие древесину) обычно уничтожают 10 – 30% заготовляемой древесины! Поселяясь на деревянных постройках, такие грибы постепенно разрушают их. Многие грибы разрушают бумагу. При отсутствии должного контроля они могут нанести невосполнимый вред ценным книгам – за три месяца грибы разрушают до 60% волокон бумаги. По данным **Л. А. Беляковой** насчитывается не менее 200 видов грибов – разрушителей бумаги. Вредоносная деятельность грибов хорошо известна работникам музеев – там грибы поселяются на картинах, иконах и других предметах искусства и культа, разрушая при этом лакокрасочный слой, холсты, древесину и другие части, содержащие органические вещества. Борьба с вредоносными грибами, мероприятия по предотвращению их деятельности и восстановлению уже испорченных предметов требуют весьма крупных затрат.

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Какие организмы относятся к царству грибов?
2. Каково строение грибов?
3. Как осуществляется питание грибов?
4. Как размножаются грибы?
5. Какие экологические формы грибов вы знаете?
6. Какие грибы относятся к низшим?
7. Какие грибы относятся к высшим?
8. Охарактеризуйте сумчатые грибы.
9. Как образуются плодовые тела базидиальных грибов?
10. Каково значение грибов в природе и в жизни человека?

ЛИШАЙНИКИ (LICHENES)

Лишайники представляют собой не самостоятельный организм, а удивительный симбиоз представителей двух царств – гриба и водоросли. Лишайники длительное время рассматривали в качестве отдельной группы низших растений, однако участие в их образовании гетеротрофного организма – гриба позволяет выделить их в самостоятельную группу. Кроме того, в составе лишайника могут находиться не настоящие водоросли (т. е. эукариоты), а сине-зеленые (прокариоты), которые к царству растений никакого отношения не имеют. Двойственная природа лишайников была открыта в 1867 г. немецким ботаником **Симоном Швенденером.**

Взаимоотношения гриба и водоросли в лишайнике настолько глубоки, что появляются совершенно новые морфологические формы, совершенно не похожие ни на грибы, ни на водоросли. Меняется их физиология и метаболизм, например, синтезируются *лишайниковые кислоты*, которые больше никто вырабатывать не может. Лишайники обладают особыми способами размножения.

КОМПОНЕНТЫ ЛИШАЙНИКА

Как мы уже говорили, лишайник образован из двух организменных компонентов: гетеротрофного гриба, который составляет *микобионт* (*греч.* mykes – гриб) лишайника, и автотрофной водоросли, которая составляет *фикобионт* (*греч.* phykos – водоросль). Тело лишайника представляет собой слоевище (таллом), причем основная часть объема слоевища (90 – 95%) приходится на гифы гриба. В качестве микобионта чаще всего присутствуют асковые (сумчатые) грибы, реже базидиальные. Строение гиф в лишайнике имеет ряд особенностей по сравнению с гифами обычных грибов. Гифы членистые, причем отверстия, соединяющие соседние компартменты, имеются не только в поперечных, но и в продольных перегородках (рис. 375).

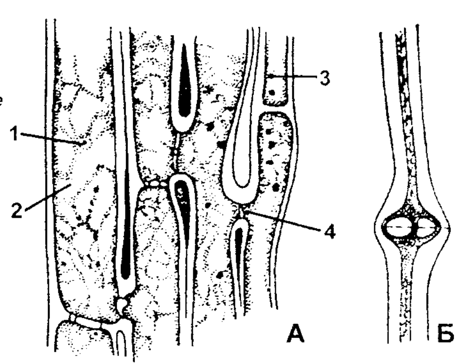


Рис. 375. *Гифы лишайников: А – строение гиф; Б – расширения гиф на месте расположения поперечной перегородки; 1 – ядро; 2 – вакуоли; 3 – резервные вещества; 4 – плазмодесма (по Н. С. Голубковой)*

Поскольку лишайники обычно находятся над субстратом, они подвергаются иссушающему воздействию атмосферного воздуха. Для уменьшения потери воды клеточные стенки гиф сильно утолщены, особенно у гиф, расположенных во внешнем слое. Поскольку поперечные перегородки, разделяющие отсеки гифы, также утолщены, в этих местах увеличивается и диаметр.

Для взаимодействия водорослей и правильной их ориентации в теле лишайника имеются особые *двигающие гифы*, которые могут перемещать клетки водоросли в нужное место (рис. 376). Другой особенностью микобионта является наличие *ищущих* и *охватывающих* гиф, которые необходимы для улавливания из внешней среды водорослей в процессе формирования талома (рис. 377). В нижней части слоевища часто имеются *жировые гифы*, содержащие большое количество жира (рис. 378), интересно, что чаще всего такие гифы имеются у лишайников, живущих на известняках. Значение этих гиф еще не выяснено. Выделенные и культивированные на питательных средах микобионты становятся совершенно не похожими на слоевище лишайника, большую часть которого составляют именно гифы гриба, а не водоросли. Обычно при этом образуются слизистые массы (в жидких средах) или компактные структуры (на твердых средах). Рост лишайников и в природе идет очень медленно, при культивировании микобионта он еще более замедляется (примерно

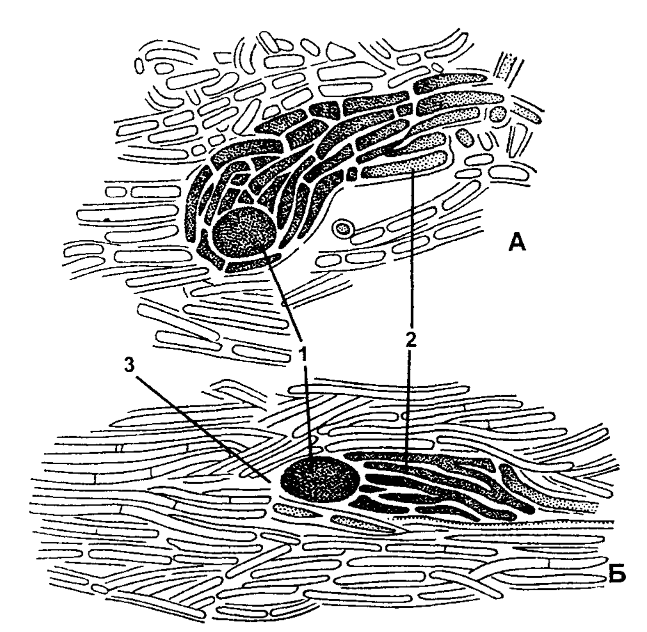


Рис. 376. *Двигающие гифы в слоевище лишайника:*
А – двигающие гифы, соединенные в пучок, обращенный по направлению к периферии слоевища; Б – двигающие гифы, проталкивающие клетку водоросли в маленькую клиновидную полость перед ней; 1 – клетка водоросли; 2 – двигающие гифы; 3 – полость (по Н. С. Голубковой)

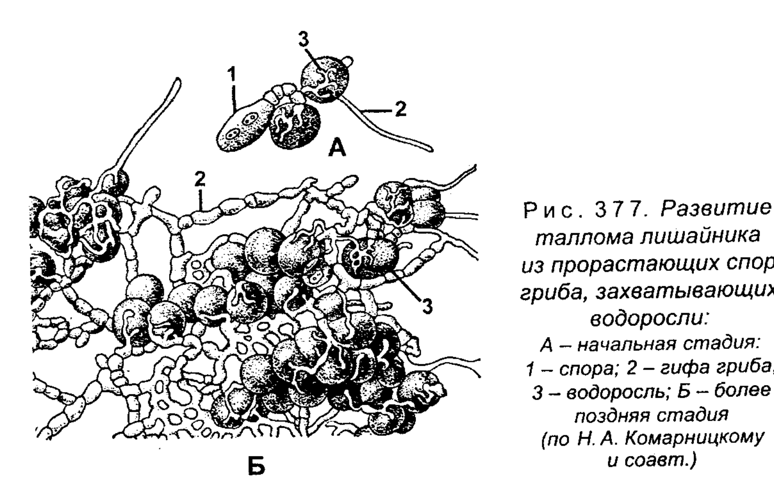
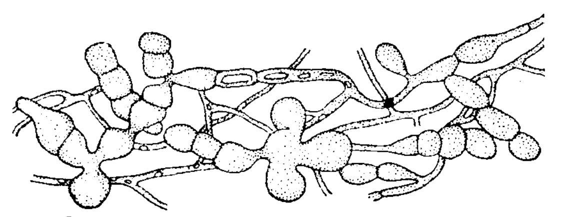


Рис. 377. *Развитие таллома лишайника из прорастающих спор гриба, захватывающих водоросли:*
А – начальная стадия: 1 – спора; 2 – гифа гриба; 3 – водоросль; Б – более поздняя стадия (по Н. А. Комарницкому и соавт.)


Рис. 378. *Гифы лишайников с жировыми клетками (по Н. С. Голубковой)*

1 – 2 мм в месяц). Полагают, что вне лишайника микобионт в природе выжить не может.

В составе фикобионта (водорослевого компонента) лишайника встречаются сине-зеленые водоросли и различные представители настоящих (эукариотических) водорослей – зеленые, желтые и бурые. Установлено, что для гриба не имеет особого значения, какого вида водоросль ему захватить, обычно его гифы стремятся захватить любые автотрофные клетки, находящиеся в пределах досягаемости. Однако далеко не все виды водорослей способны сосуществовать с грибом, большинство из них не выдерживает и погибает (о возможных причинах этого мы поговорим позже). Только самые выносливые и неприхотливые водоросли способны занять место фикобионта в лишайнике (рис. 379).

Лихенологи (*лат.* lichen – лишайник, *греч.* logos – понятие, учение, т. е. специалисты по лишайникам, соответственно лихенология – наука о лишайниках) выяснили, что около половины из всех известных лишайников (примерно 10 000 видов) в качестве фикобионта имеют хлорококковую водоросль требуксию. Из других зеленых водорослей в лишайниках встречается хлорелла, псевдохлорелла, хлорококкум, а также улотриксовые (трентеполия, лептозира, фикопельтис и др.). Желто-зеленые водоросли в составе лишайника бывают очень редко, известны лишь два вида, содержащие гетерококкус. Бурая водоросль (петродерма) найдена только у одного вида лишайников. Достаточно часто фикобионтом являются сине-зеленые водоросли (носток, глеокапса, хроококкус и др.).

Находящиеся в составе лишайника водоросли тоже изменяют свою морфологию и зачастую их трудно узнать,

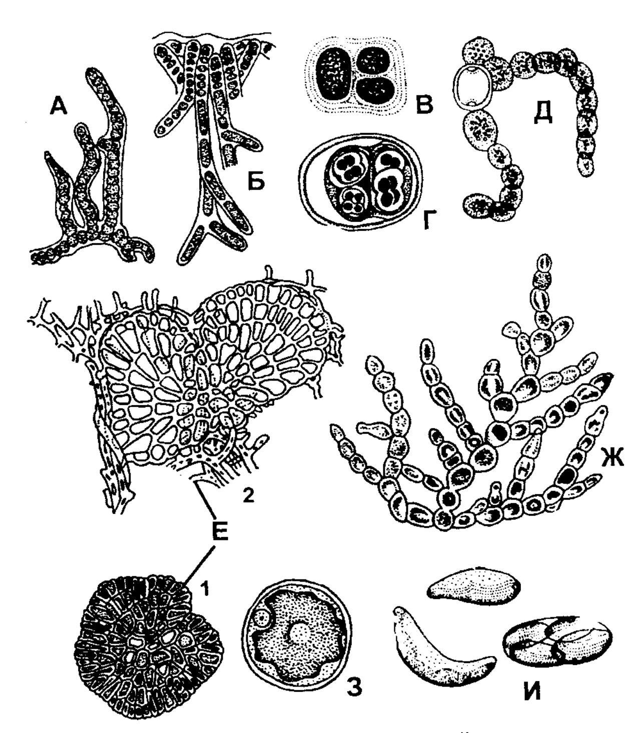


Рис. 379. *Фикобионты лишайников:*
А – Д – сине-зеленые водоросли: А – стигонема; Б – гиелла;
В – хроококкус; Г – глеокапса; Д – носток; Е, Ж – улотриксовые водоросли:
Е – фикопельтис (1 – свободноживущий экземпляр; 2 – та же водоросль в слоевище лишайника); Ж – трентеполия; З, И – зеленые водоросли:
З – требуксия; И – коккомикса
(по Н. С. Голубковой, с изменениями и дополнениями)

сравнивая со свободными особями. Резко замедляется рост, поскольку значительная часть синтезированных органических веществ поглощается грибом. По этой же причине в цитоплазме клеток водорослей в лишайнике практически отсутствуют запасные трофические включения, несмотря на то что фотосинтетическая активность водорослей сохраняется на прежнем уровне (как и у свободных особей). Однако сожительство с грибом закаляет водоросль, она способна выдержать высушивание (в эксперименте слоевище лишайника сохраняли в высушенном состоянии 23 недели, после чего жизнедеятельность

полностью восстанавливалась). Лишайники обладают значительной способностью выдерживать высокие температуры (до +90°С). Таким образом, водоросль (как и гриб), находясь в составе лишайника, в значительной степени изменяет свою морфологию (рис. 380) и физиологию. Но, в отличие от микобионта, водоросли, образующие фикобионт, вовсе не так заинтересованы в сожительстве с грибом, они прекрасно выживают и в свободном состоянии (хотя некоторые из них, в том числе и требуксия, в свободном состоянии еще не найдены).

Взаимоотношения компонентов лишайника. Традиционно взаимоотношения микобионта и фикобионта определяются как взаимовыгодные, т. е. симбиотические, при которых гриб защищает водоросль от высыхания, нагревания, избыточных солнечных лучей и т. д., а также снабжает ее неорганическими веществами, в том числе и водой. Водоросль, в свою очередь, снабжает оба компонента синтезированными органическими веществами. Между тем их взаимоотношения значительно сложнее. В природе не принято добровольно что-то отдавать представителям других видов, чаще всего имеет

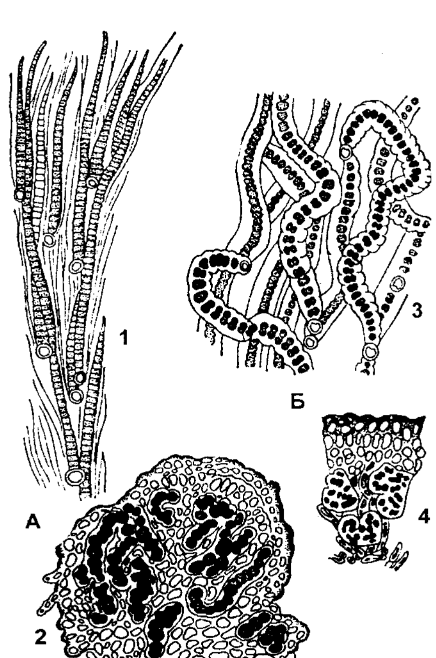


Рис. 380. *Водоросли в составе фикобионта лишайника и в свободном состоянии:*
А – ривулярия:
1 – часть колонии свободноживущей водоросли;
2 – водоросль в слоевище лишайника Lichina;
Б – носток: 3 – часть колонии свободноживущей водоросли;
4 – водоросль в слоевище лишайника Pannaria
(по Н. С. Голубковой, с изменениями и дополнениями)

место обычный отъем, в том числе и нужных веществ. Еще С. Швенденер, открывший двойственную природу лишайников, выдвинул гипотезу о паразитизме гриба на водоросли. В 1873 г. французский ученый **Е. Борне** обнаружил, что гифы гриба образуют боковые выросты – гаустории (*лат.* haustor – черпающий, пьющий, глотающий), проникающие в клетки водоросли, через которые отбирают необходимые вещества, т.е. проявляют признаки настоящего паразитизма.

Дальнейшее исследование анатомии лишайников показало, что гриб способен формировать несколько типов всасывющих структур (рис. 381). Упомянутые гаустории могут быть двух типов: *интрацеллюлярные* (*лат.* intra – внутри, cellula – клетка), если они глубоко

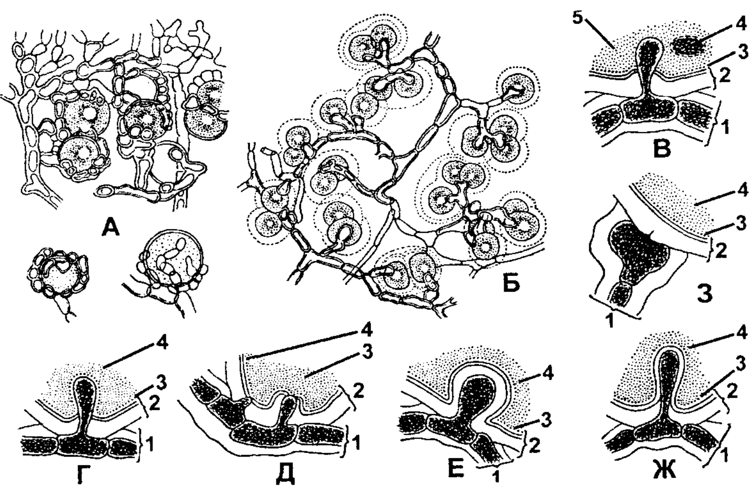


Рис. 381. *Формы контакта между гифами гриба и клетками водорослей в слоевище лишайников:*
А – контакт между клетками водоросли требуксия и грибными гифами в слоевище кладонии; Б – гаустории, проникающие в клетку водоросли глеокапса в слоевище слизистого лишайника Synalissa symphorea; В – интрацеллюлярный гаусторий, проникающий в протопласт водоросли; Г – интрацеллюлярный гаусторий, не прорывающий плазмалеммы протопласта клетки водоросли; Д – интрамембранный гаусторий; Е – импрессорий, вдавливающий внутрь оболочку клетки водоросли целиком; Ж – импрессорий, вдавливающий внутрь лишь внутренний слой оболочки клетки водоросли; З – аппрессорий; 1 – гифа гриба; 2 – оболочка клетки водоросли; 3 – плазмалемма; 4 – плазма клетки водоросли; 5 – ядро клетки водоросли (по Н. С. Голубковой)

проникают внутрь протопласта водорослевой клетки, и *интрамембранные*, которые только прорывают оболочку клетки, но не углубляются далеко в протопласт. Наряду с различными гаусториями гриб может образовывать другой тип боковых выростов – *импрессории*, которые вообще не разрушают клеточную оболочку водоросли, а только вдавливают ее. Особенно часто и в больших количествах импрессории образуются у лишайников, обитающих в сухих местах. Третий тип всасывающей структуры – *аппрессория* – представляет собой не боковой вырост, как предыдущие типы, а концевую часть гифы, которая упирается в клеточную стенку водоросли, плотно к ней прижимается, но не повреждает ее и не вдавливает в протопласт. Часто специализированные структуры не образуются, а необходимые грибу вещества он получает посредством тонкостенных *обволакивающих гиф*, которые оплетают клетки водорослей (так происходит, например, у кладонии), но оставляют интактными оболочки. Если водоросль имеет нитчатую структуру, то она может быть оплетена слившимися гифами, образующими вокруг водоросли полую трубку.

Таким образом, видно, что гриб, судя по всему, вовсе не является желанным объектом для водоросли, напротив, он ведет себя как выраженный паразит, отбирая у автотрофного организма синтезируемые им вещества. Подтверждением тому служит то обстоятельство, что в старых участках лишайника обычно находятся много мертвых клеток водоросли, которые не выдержали агрессивного поведения гриба и погибли (в начале XX в. их обнаружил выдающийся отечественный миколог **А. А. Еленкин**). При этом гриб использует органические вещества погибших клеток, питаясь сапрофитно. Теперь становится понятным, почему лишь очень малая часть видов водорослей способна жить в составе лишайника.

Однако для большинства паразитов несвойственно чрезмерно агрессивное поведение. Так и гриб, отбирая

у водоросли органические вещества, совсем «незаинтересован» в том, чтобы истощить ее настолько, что она не сможет выжить. Поэтому для микобионтов высокоорганизованных лишайников характерно менее активное поведение. Обычно они используют лишь часть водорослевых клеток и не трогают другие, позволяя им расти и даже размножаться. У них также наблюдается образование более щадящих интрамембранных гаусторий, причем с наступлением холодного времени года гаустории вообще отходят от протопласта водоросли. Интрацеллюлярные гаустории свойственны примитивным формам.

Следует отметить, что водоросль, в свою очередь, не остается безучастной жертвой и «предпринимает» ответные действия для нейтрализации агрессии гриба. Например, у молодых клеток образуются толстые оболочки, препятствующие развитию гаусторий, поэтому грибом поражаются обычно более старые клетки, успевшие вырасти. Часто клетка, в которую внедрилась гаустория, немедленно приступает к делению, плоскость которого проходит непосредственно через участок с гаусторией. В результате дочерние клетки оказываются вне гаустории.

Водоросль тоже проявляет потребность в определенных веществах, будучи автотрофным организмом, она способна самостоятельно синтезировать органические вещества. Однако окруженная гифами гриба водоросль не может поглощать воду и неорганические соли извне, поэтому ей приходится добывать их из тех же гиф. Следовательно, водоросль также проявляет признаки паразитизма, хоть и в значительно меньшей степени, чем гриб. Первым пришел к выводу, что взаимоотношения гриба и водоросли представляют собой взаимный паразитизм, выдающийся отечественный лихенолог **А. Н. Окснер**.

Таким образом, микобионт и фикобионт в составе лишайника демонстрируют чрезвычайно сложные и противоречивые взаимоотношения.

МОРФОЛОГИЯ ЛИШАЙНИКОВ

Тело лишайника не дифференцировано на органы и представляет собой *слоевище* (*таллом*). Часто лишайники окрашены в различные цвета из-за присутствия пигментов (фиолетовые, синие, зеленые, коричневые, красные), которые откладываются в оболочках или в цитоплазме гиф. Окраску слоевища также могут определять свойственные только этим организмам лишайниковые кислоты (они откладываются в виде кристаллов на поверхности гиф). Яркость окраски зависит от степени освещения лишайника – чем оно сильнее, тем ярче окрашен таллом. Лишайники, обитающие в холодном климате (например, в Антарктиде), часто окрашены в темные цвета или даже становятся черными. Такая окраска позволяет поглощать больше света и соответственно нагреваться (напомним, что темные предметы свет поглощают, а светлые – отражают). Внешний вид таллома может быть самым разнообразным, в связи с чем различают несколько морфологических типов: *накипные*, *листоватые* и *кустистые*.

Накипные лишайники имеют вид тонкого налета, или более толстой (несколько мм) корочки, прочно срастающейся с поверхностью субстрата. Их поперечные размеры обычно небольшие (несколько см), но они могут сливаться, образуя довольно крупные пятна (рис. 382). Самыми примитивными накипными лишайниками считаются *лепрозные* слоевища в виде тонкого

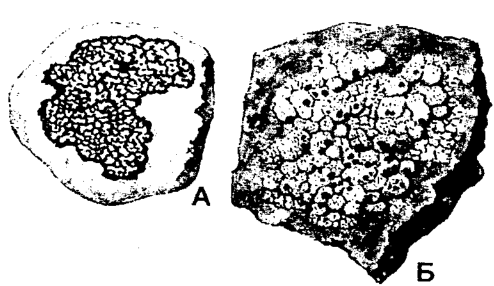


Рис. 382. *Накипные лишайники: 1 – Rhizocarpon geographicum, ареолированное слоевище с темным подслоевищем; 2 – Haematomma ventosum, ареолированное слоевище (по «Жизнь растений», т. 3)*

порошкообразного налета, состоящего из комочков водорослей, окруженных грибными гифами. Такие комочки легко отрываются и переносятся животными, ветром или водой, что обеспечивает их широкое распространение.

У более высокоорганизованных форм таллом дифференцирован на *коровой слой*, расположенный снаружи, *слой водорослей* и самый глубокий слой – *сердцевину*. Часто таллом делится на отдельные фрагменты, разделенные трещинами, которые называются *ареолами*, а само слоевище – *ареолированным* (рис. 383). Такие слоевища образуются только на камнях, при этом ареолированная структура помогает выдерживать тепловое расширение скальной породы при нагревании.

Чаще всего таллом накипного лишайника развивается на поверхности субстрата, однако некоторые виды частично или целиком погружаются в субстрат. Если субстратом служит камень, то лишайник называется *эндолитным*, если кора дерева – *эндофлеоидным*. В соответствии с субстратом накипные лишайники делят на *эпигейные* (поверхность почвы), *эпиксильные* (гниющая древесина), *эпифлеодные* (кора деревьев) и *эпилитные* (камень).

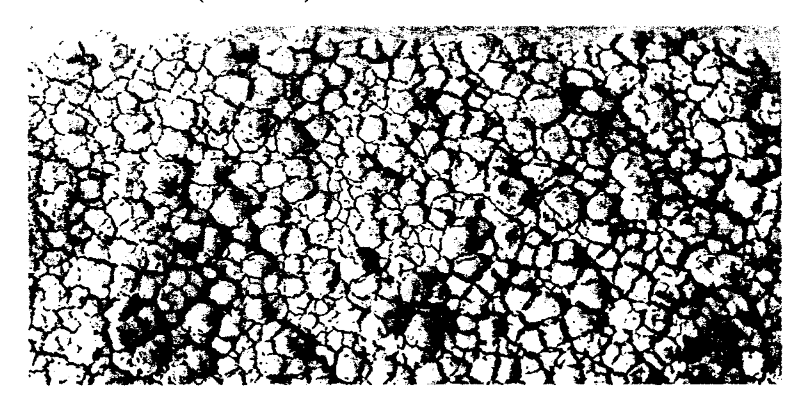


Рис. 383. *Наскальный лишайник (Lecanora rupicola) с ареолированными слоевищами, внешний вид слоевища с апотециями (по «Жизнь растений», т. 3)*

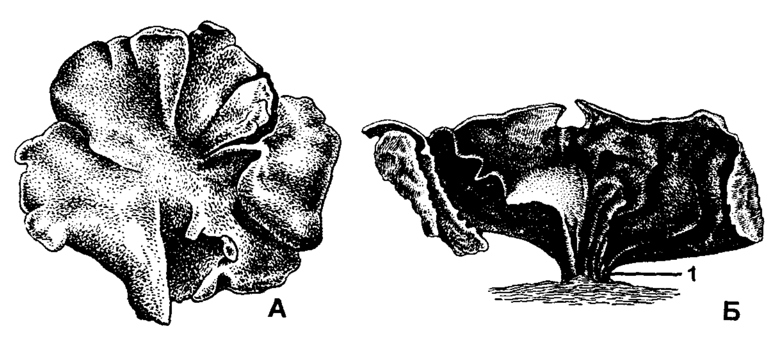


Рис. 384. *Монофильное пластинчатое слоевище: А – вид слоевища сверху; Б – вид слоевища сбоку; 1 – гомф (по Н. С. Голубковой)*

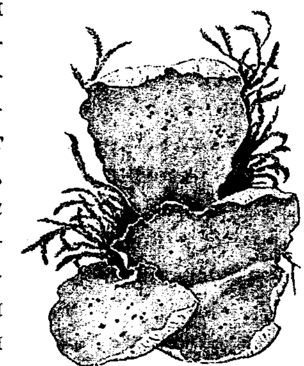


Рис. 385. *Листоватый лишайник (Peltigera aphthosa) (по «Жизнь растений», т. 3)*

Листоватые лишайники имеют вид уплощенной в дорзовентральном направлении пластинки, чаще всего округлой формы. В составе таллома может иметься лишь одна пластинка, тогда он называется *монофильным* (рис. 384), или несколько – *полифильные* (рис. 385), причем пластинки могут быть цельными или рассеченными. Обычно верхняя и нижняя поверхности слоевища имеют разную окраску. Таллом срастается с субстратом посредством ножки – *гомфа* (см. рис. 384-Б), состоящего из грибных гиф (их еще называют *ризинами*). Такое прикрепление значительно менее прочно, чем у накипных лишайников, поэтому слоевище листоватых лишайников значительно легче отделяется от субстрата. Некоторые виды вообще не прикрепляются к субстрату, их слоевище свободно перекатывается ветром, т.е. они представляют собой кочующую форму.

Листоватые лишайники являются более высокоорганизованными, чем накипные. Таллом у них крупнее (10 – 20 см) и более дифференцирован, наряду с верхним

коровым слоем в нем появляется нижний коровой слой, расположенный ниже сердцевины. Переходной морфологической формой от накипных к листоватым лишайникам считаются *чешуйчатые* лишайники.

Кустистые лишайники являются самыми высокоорганизованными. Их слоевище имеет вид разветвленного кустика, прикрепленного к субстрату посредством основания таллома – *псевдогомфа* (рис. 386) (у лишайников, прикрепленных к камням или коре деревьев) или нитевидными ризоидами (у прямостоячих напочвенных форм). Значительно реже встречаются неветвящиеся формы в виде прямостоячего столбика. Ветвление кустистых лишайников возможно благодаря способности гиф расти не только в горизонтальном (как у накипных и листоватых), но и в вертикальном направлениях, образуя изгибы. Внешний вид кустистых лишайников может быть очень разнообразным (рис. 387). Анатомическое строение кустистых лишайников также более сложное. У видов с лентовидными лопастями имеется еще нижний слой, содержащий водоросли (рис. 388). Сердцевина разделяется на центральную часть, состоящую из плотно уложенных гиф, – осевой тяж и более рыхлую периферическую (рис. 389). Кустистые лишайники демонстрируют исключительную жизнеспособность, их обнаруживали



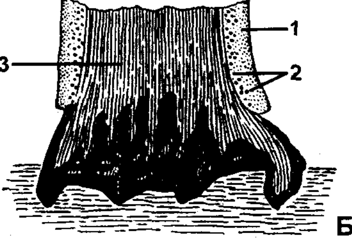


Рис. 386. *Псевдогомф:*
А – общий вид псевдогомфа у нейропогона (Neuropogon); Б – анатомическое строение псевдогомфа; 1 – коровой слой; 2 – клетки водорослей; 3 – сердцевинные гифы (по Н. С. Голубковой)

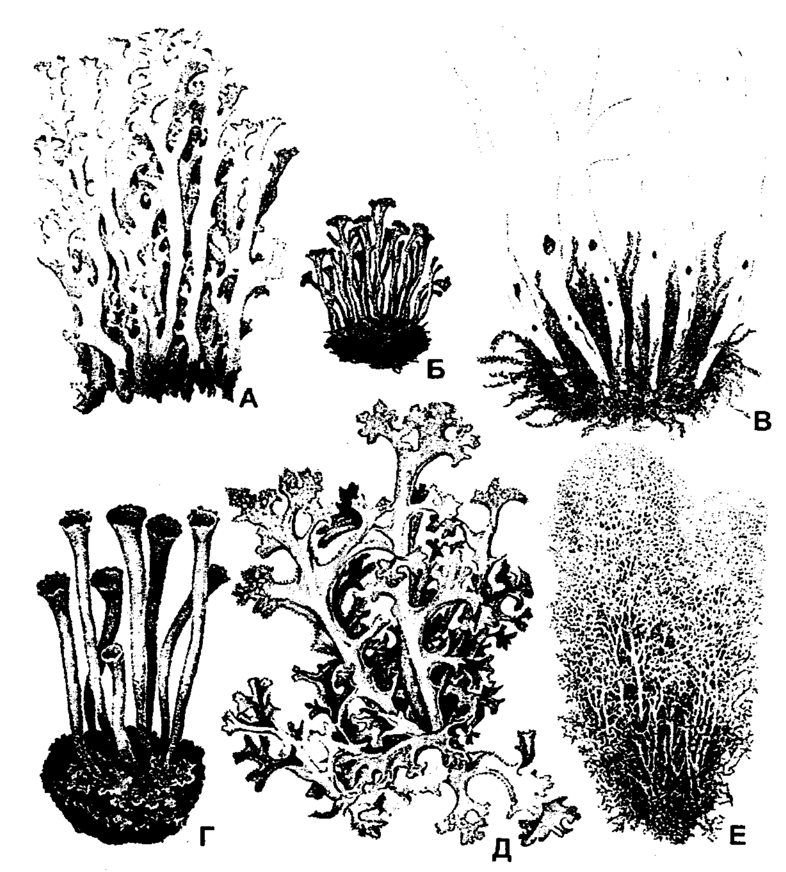


Рис. 387. *Напочвенные кустистые лишайники тундр и сосновых лесов:*
А – Cetraria cucullata; Б – Cladonia floerkeana; В – Thamnolia vermicularis; Г – Cladonia deformis; Д – Cetraria islandica; Е – Cladonia alpestris (по «Жизнь растений», т. 3)

в Антарктиде на расстоянии всего 500 км от Южного полюса.

Большую часть таллома лишайника занимают гифы гриба, относительный объем водорослевых клеток значительно меньше. В зависимости от взаимного расположения гриба и водоросли различают *гомеомерные* и *гетеромерные* слоевища (рис. 390). В первом случае водоросли распределяются среди грибных гиф

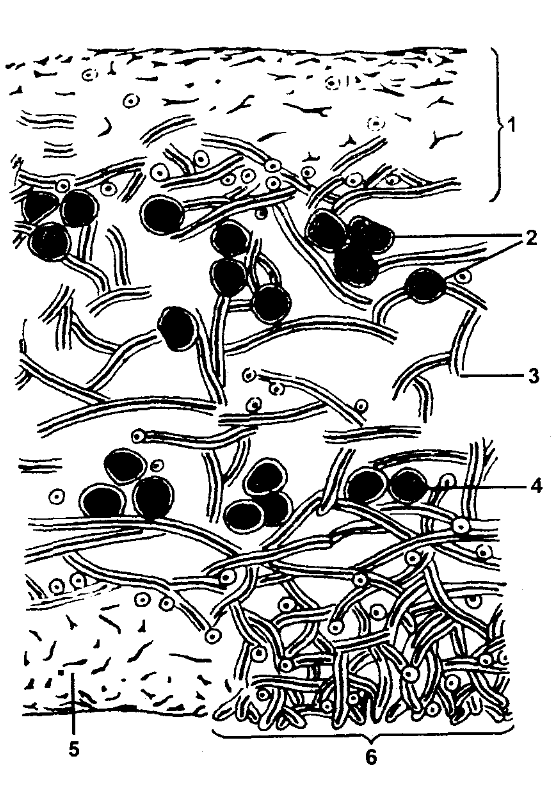


Рис. 388. *Поперечный разрез через лопасть кустистого лишайника цетрарии исландской (Cetraria islandica):* 1 – верхний коровой слой; 2 – верхний слой водорослей; 3 – сердцевина; 4 – нижний слой водорослей; 5 – нижний коровой слой; 6 – псевдоцифелла (по Н. С. Голубковой)

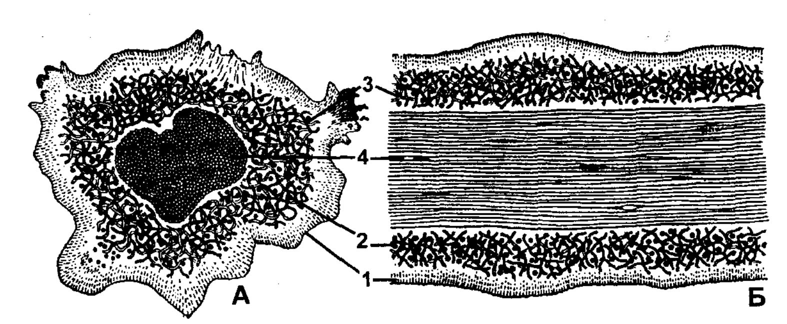


Рис. 389. *Разрезы через лопасть кустистого лишайника уснея (Usnea):* А – поперечный; Б – продольный; 1 – коровой слой; 2 – клетки водорослей; 3 – периферическая часть сердцевины, состоящая из рыхлорасположенных гиф; 4 – центральная часть сердцевины – осевой тяж (по Н. С. Голубковой)

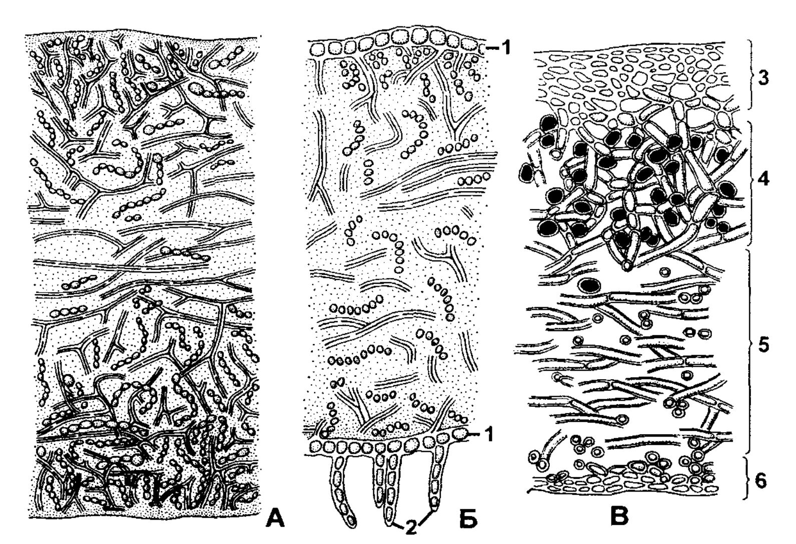


Рис. 390. *Анатомическое строение слоевища лишайников:* А – гомеомерное слоевище слизистого лишайника коллема (Collema flaccidum); Б – гомеомерное слоевище слизистого лишайника лептогиум (Leptogium saturninum) (1 – коровой слой с верхней и нижней стороны слоевища; 2 – ризоиды); В – гетеромерное слоевище (3 – верхний коровой слой; 4 – слой водорослей; 5 – сердцевина; 6 – нижний коровой слой) (по Н. С. Голубковой)

без особого порядка. Такая более примитивная организация таллома характерна для слизистых лишайников. Фикобионтом в них обычно являются сине-зеленые водоросли. В сухом состоянии таллом представляет собой твердую корку или пленку, но при увлажнении они впитывают очень большое количество воды (в 30 раз больше своей собственной массы) и остановятся похожими на студень.

Значительно чаще встречается гетеромерная структура, при котором слоевище дифференцировано на функциональные слои. Напоминаем, что уже у накипных лишайников различаются расположенный снаружи коровой слой, под ним находится слой водорослей (его еще иногда называют гонидиальным слоем) и наиболее близко к субстрату располагается сердцевина. У листоватых лишайников происходит отделение большей части таллома от субстрата, поэтому выделяется еще один слой – нижний коровой. У кустистых лишайников с лентовидными

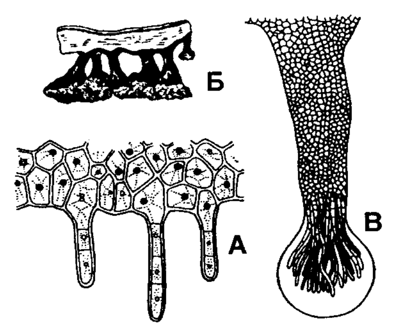


Рис. 391. *Органы прикрепления слоевища листоватых лишайников:*
А – нижний параплектенхимный коровой слой с отходящими от него ризоидами (Sticta); Б – ризины пармелии с прикрепительными пластинками на конце; В – ризина с капелькой слизи на конце (по Н. С. Голубковой)

лопастями таллома имеется также дополнительный нижний слой водорослей (см. рис. 388), что делает ассимиляционные процессы более интенсивными. У некоторых кустистых лишайников дифференцируется центральная часть – сердцевина (см. рис. 389).

Гифы, образующие коровой слой, могут тесно переплетаться, формируя внешнее подобие паренхиматозной ткани. Однако настоящая тканевая организация формируется при трехмерном делении клеток, здесь же этого не происходит (гифы нарастают своими концами), поэтому структурные ансамбли корового слоя лишайника называются *параплектенхимой*, реже *псевдопаренхимой*. У многих кустистых лишайников гифы корового слоя имеют очень толстые оболочки, которые у соседних гиф сливаются в сплошную массу выделяемым ими клейким веществом. Такой слой называется *прозоплектенхиматическим*.

На нижнем коровом слое листоватых лишайников образуются тонкие выросты – *ризоиды*, которые способствуют прикреплению таллома к субстрату (рис. 391). Более толстые выросты называются ризинами, но в их образовании участвует не только кора, но и сердцевина, тяжи которой проходят по центру ризины. Нижняя кора и сердцевина также формируют гомф, которым слоевище крепится к субстрату (см. рис. 384-Б). Сердцевина образована рыхлорасположенными гифами, что позволяет воздуху циркулировать по слоевищу и обеспечивает газообмен.

РАЗМНОЖЕНИЕ ЛИШАЙНИКОВ

Размножение лишайников столь же своеобразно, как и вся их организация. Каждый из компонентов таллома способен размножаться индивидуально, например, клетки водоросли время от времени делятся, однако последующее развитие нового таллома возможно лишь в случае повторной встречи гриба и водоросли. Поэтому более перспективным (во всяком случае, для микобионта) будет такой способ размножения, при котором генеративные структуры содержат оба компонента.

Большинство лишайников размножаются преимущественно **вегетативным путем**, причем для многих из них этот способ размножения остается единственным. Высыхая, слоевище становится очень хрупким и от него легко отламываются кусочки, которые затем подхватываются ветром и распространяются. Так происходит у многих лишайников тундры.

Соредии и *изидии* являются специализированными структурами вегетативного размножения, причем каждая из них содержит элементы микобионта и фикобионта. Соредии (*греч.* soros – куча) представляют собой микроскопические комочки клеток водоросли, окруженные гифами гриба (рис. 392). Скопление соредий (они называются *соралями*) напоминает порошкообразную массу, которая покрывает сверху слоевище или окружает таллом по внешнему периметру. Образование соредий возможно только в слое таллома, содержащем водоросли (гонидиальном слое), и через разрывы верхнего корового слоя соредии выходят наружу, образуя скопления – сорали. Соредиями размножаются главным образом высокоорганизованные лишайники (листоватые и кустистые), которые обычно не образуют плодовых тел.

Изидии также свойственны листоватым и кустистым формам, но они образуются реже, чем соредии. Морфологически изидии представляют собой мелкие выросты на верхней поверхности таллома (рис. 393),

Рис. 392. *Вегетативное размножение лишайников с помощью соредий:*
А – соредий (1 – клетки водорослей; 2 – гифы гриба); Б – схема образования соредий в слоевище; В – З – различная форма соралей лишайников: В – пятновидная (Physcia orbicularis); Г – головчатая (Hypogymnia bitten); Д – манжетовидная (Menegazzia pertusa); Е – губовидная (Physcia tenella); Ж – в виде каймы (Cetraria pinastri); З – щелевидная (Parmelia sulcata) (по Н. С. Голубковой)

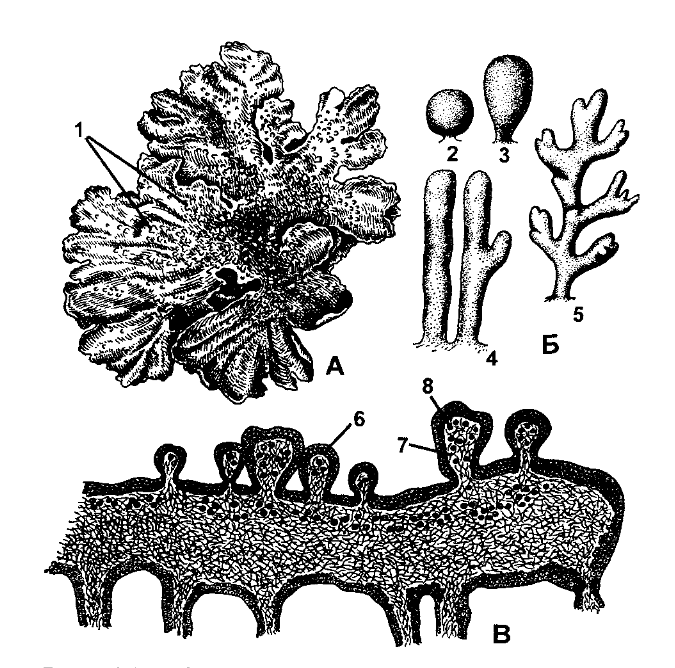


Рис. 393. *Вегетативное размножение лишайников с помощью изидий:*
А – слоевище листоватого лишайника Parmelia exasperatula с изидиями (1); Б – различная форма изидий (2 – шаровидная; 3 – булавовидная; 4 – цилиндрическая; 5 – коралловидная); В – поперечный разрез через слоевище с изидиями (6 – коровой слой; 7 – гифы гриба; 8 – водоросли) (по Н. С. Голубковой)

внутри которых находятся водорослевые клетки, окруженные гифами. Снаружи изидии покрыты коровым слоем. Внешний вид изидий может быть самым разнообразным, но для каждого вида лишайников специфична определенная форма.

Бесполое размножение лишайников у каждого из компонентов происходит самостоятельно. Микобионт может образовывать конидии, пикноконидии и стилоспоры, формирующиеся экзогенно. *Конидии*, которыми размножаются многие свободноживущие грибы, у лишайников в природе образуются очень редко, гораздо чаще их можно наблюдать при искусственном культивировании микобионта. *Пикноконидии* представляют собой очень мелкие клетки (ширина около 1 мкм и длина около 5 мкм)

различной формы, которые в огромном количестве образуются в замкнутых вместилищах округлой формы с отверстием в верхней части, называемых *пикнидиями* (*греч.* pyknos – плотный). Обычно они развиваются на верхней поверхности таллома или по его краям. *Стилоспоры* также развиваются в пикнидиях (только реже), но имеют большие размеры (до 100 мкм в длину) и состоят из двух и более клеток.

Половое размножение характерно для микобионта лишайников, оно сопровождается формированием плодовых тел. В зависимости от систематического положения микобионта различают базидиальные и сумчатые лишайники. Базидиальные лишайники (Basidiolichenes) в качестве микобионта имеют базидиальные грибы. Эта совсем небольшая группа (всего около 20 видов) имеет самостоятельное происхождение и распространена преимущественно в тропиках, хотя некоторые из них обитают в умеренном климате и даже в тундре.

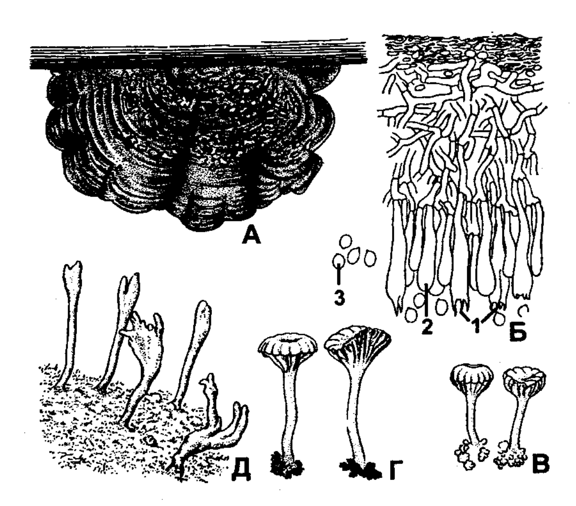


Рис. 394. *Базидиальные лишайники:*
А – тропический лишайник Cora pavonia; Б – Г – базидиальные лишайники с плодовыми телами в форме шляпочного гриба (Б, В – Omphalina luteolilacina, внешний вид и поперечный разрез через плодовое тело; Г – Omphalina ericetorum): 1 – базидии; 2 – парафизы; 3 – споры; Д – роговидные плодовые тела базидиального лишайника Clavulinopsis septentrionalis (по Н. С. Голубковой)

Базидии у них образуются на нижней стороне слоевища в открытом генеративном слое, где базидии перемежаются со стерильными гифами – парафизами (рис. 394). Плодовые тела не тропических базидиальных лишайников напоминают миниатюрные шляпочные грибы. Развитие базидиоспор во многом сходно с процессом полового спороношения у самостоятельных базидиальных грибов, о чем подробно рассказано в разделе настоящего пособия, посвященном этим грибам.

Большинство лишайников содержат сумчатые грибы, поэтому они объединяются в группу сумчатых лишайников (Ascolichenes). При половом спороношении у них также образуются плодовые тела, развитие которых у разных форм происходит неодинаково. У *асколокулярных* лишайников вначале образуется строма, состоящая из переплетенных гиф, после чего в ней формируются женские половые органы – архикарпы. Развитие асков со спорами сопровождается образованием вокруг сумок полостей в строме – локул.

У большинства сумчатых лишайников развитие архикарпа начинается на границе сердцевины и слоя водорослей (гимениального слоя), поэтому у них в плодовых телах всегда имеется гимениальный слой. Процесс оплодотворения у лишайников изучен недостаточно, многие исследователи полагают, что плодовое тело развивается из неоплодотворенного аскогона.

У сумчатых лишайников выделяют следующие основные типы плодовых тел: *апотеции*, *гастротеции* и *перитеции*.

Апотеции (*греч.* apotheke – хранилище) являются плодовыми телами открытого типа, которые наиболее широко распространены среди лишайников. Они представляют собой мелкие (обычно 1 – 2 мм, реже крупнее или мельче) структуры округлой или овальной формы, расположенные на верхней (очень редко, только у нефромы и у нефромопсиса, на нижней) поверхности таллома. Апотеций состоит из уплощенной центральной части – диска и валика, окружающего этот

диск по периферии. Репродуктивной функцией апотеция обладает диск, верхний слой которого (гимениальный слой) образован многочисленными сумками, ориентированными вертикально, и стерильными гифами (парафизами). Верхние концы парафиз имеют булавовидные утолщения, которые, смыкаясь, образуют над сумками (они лежат несколько ниже) защитный слой – *эпитеций*. Именно от эпитеция зависит окраска апотеция. Под гимениальным слоем находится слой плотно переплетенных гиф – *гипотеций*, в котором развиваются аскогенные гифы и находятся основания парафиз.

Валик, окружающий диск с боков и снизу, выполняет защитную функцию. В зависимости от строения валика, различают несколько типов апотециев: *леканоровые*, *лецидиевые* и *лецидеевые*.

Леканоровые апотеции характеризуются тем, что их диск окружен валиком, сходным по внутреннему строению и окраской с талломом, причем окраска валика и диска всегда разная. В составе валика (так же как и таллома) выделяются коровой слой, слой водорослей и более рыхлая сердцевина (рис. 395). Название этого типа плодовых тел происходит от латинского названия рода *леканора*.

Лецидеевые апотеции имеют валик, окрашенный так же, как и диск (обычно в черный цвет), при этом они отличаются высокой твердостью. Строение валика иное, чем основной таллом, его образуют плотно прилегающие друг к другу темноокрашенные гифы, которые в совокупности составляют *эксципул*, окружающий со всех сторон диск (рис. 396). Лецидеевые апотеции образованы только грибными гифами и не содержат водорослей. Название этого типа плодовых тел происходит от латинского названия рода *лецидея*.

Биаторовые *лишайники* во многом похожи на лецидеевые, но, в отличие от них, имеют более мягкую консистенцию и, кроме того, окрашены в светлые тона и никогда не бывают черными.

Гастеротеции (*греч.* gaster – желудок, theke – сумка) также являются открытыми плодовыми телами,

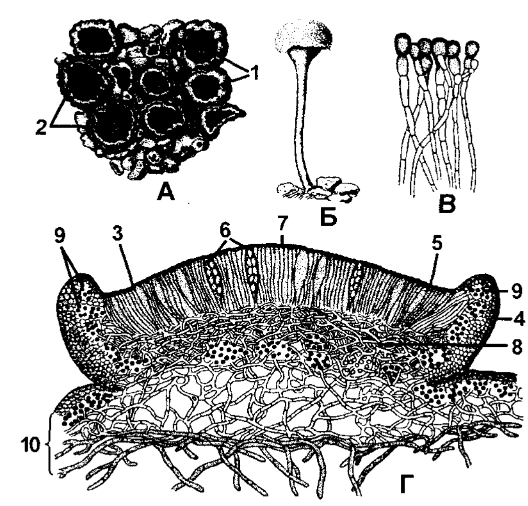


Рис. 395. *Леканоровые апотеции:*
А – внешний вид апотециев на накипном слоевище Lecanora (1 – диск; 2 – край); Б – апотеции на длинной ножке; пылевидная масса наверху – мазедий; В – парафизы с булавовидными окрашенными вершинами; Г – поперечный разрез через апотеции (3 – гимениальный слой; 4 – слоевищный край; 5 – парафизы; 6 – сумки со спорами; 7 – эпитеций, 8 – гипотеций; 9 – водоросли, 10 – слоевище) (по Н. С. Голубковой)

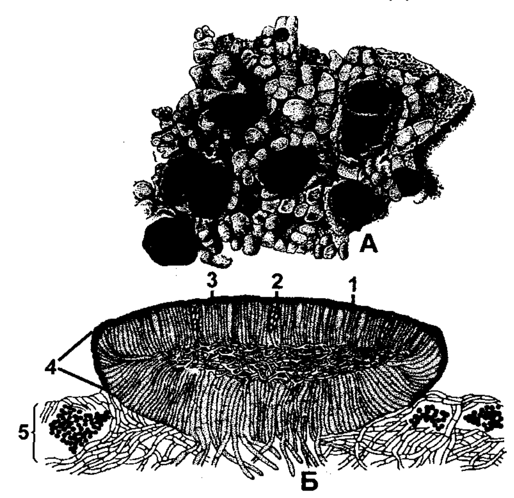


Рис. 396. *Лецидеевые апотеции:*
А – внешний вид темноокрашенных апотециев на накипном слоевище (Lecidea); Б – поперечный разрез через апотеций (1 – парафизы; 2 – сумки со спорами; 3 – эпитеций; 4 – собственный край, образованный эксципулом; 5 – слоевище) (по Н. С. Голубковой)

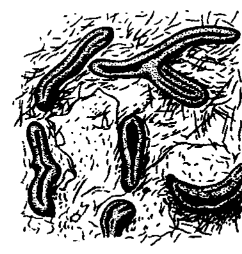
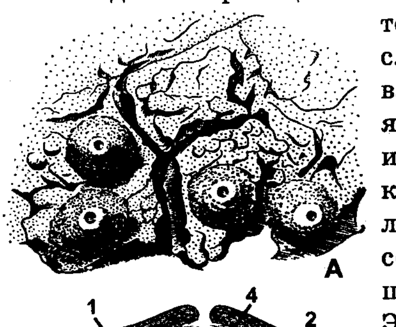


Рис. 397. *Гастеротеции* (по Н. С. Голубковой)

но они встречаются очень редко (только у двух родов накипных лишайников: опеграфа и грифис). Их диск, располагающийся глубоко, имеет вид узкой полоски. Вокруг диска возвышается край, который может принадлежать слоевищу или самому гастеротецию (рис. 397).

Перитеции (*греч.* peri – возле, около, theke – сумка), в отличие от апотециев и гастеротециев, являются плодовыми телами закрытого типа. Морфологически они представляют собой округлые или кувшинообразные структуры, глубоко погруженные в слоевище (рис. 398). Перитеции сообщаются с окружающей средой через маленькие отверстия на вершине, которые иногда называют устьицами (не путать с настоящими устьицами высших растений!). Через эти же отверстия зрелые споры покидают перитеций. В составе стенки плодового тела выделяют наружный слой (эксципул), образованный несколькими слоями гиф, иногда снаружи имеется еще одна оболочка – *покрывальце*. Внутри лежит гимениальный слой, состоящий из развивающихся сумок и парафиз. Этот слой формируется на узком внутреннем слое



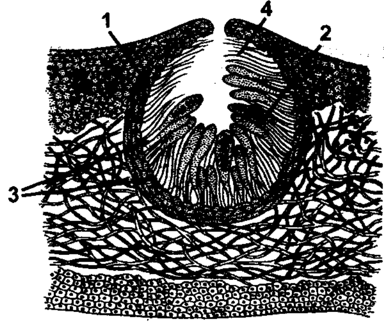


Рис. 398. *Перитеции:*
А – внешний вид перитециев;
Б – поперечный разрез через слоевище с погруженным в него перитецием (1 – эксципул; 2 – гимениальный слой, образованный сумками со спорами и парафизами; 3 – гипотеций; 4 – перифизы)
(по Н. С. Голубковой)

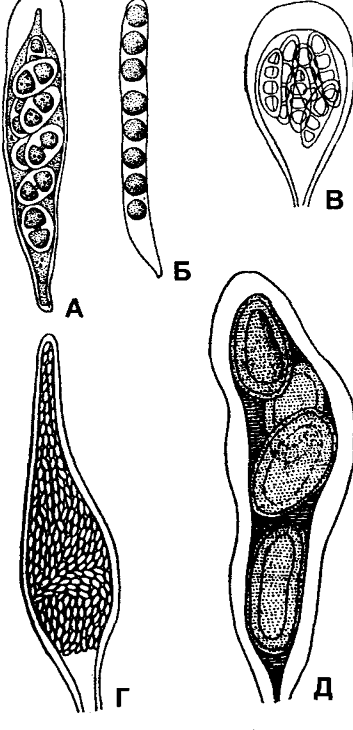


Рис. 399. *Форма сумок лишайников:*
А – удлиненно-булавовидная (Buellia);
Б – цилиндрическая (Sphaerophorus);
В – булавовидная (Arthonia);
Г – бутылковидная (Thelocarpon);
Д – мешковидная (Pertusaria)
(по Н. С. Голубковой)

стенки перитеция – гипотеции. Вблизи отверстия имеются особые нитевидные гифы – *перифизы*, выполняющие защитную функцию.

Форма сумок может быть самой разнообразной (рис. 399), количество созревающих в них спор у разных видов также неодинаково – от одной крупной до 200. У большинства видов стенка сумки имеет одну оболочку (*унитуникатные – лат.* unus, uni – один, tunica – наружный слой, покров), но у некоторых форм (прежде всего у асколокулярных лишайников) оболочек может быть две (*битуникатные – лат.* bi – дву(х), tunica – наружный слой, покров) (рис. 400).

Споры окружены двуслойной оболочкой, состоящей из наружного слоя (экзоспория) и внутреннего (эндоспория). Каждая спора содержит ядро и небольшое количество цитоплазмы. Форма и размеры спор разнообразны (рис. 401). Выход спор может быть пассивным в результате разрушения стенки сумки, но чаще они выбрасываются из сумки за счет увеличения внутри сумки осмотического давления. Общее количество спор, образуемых лишайником, очень велико. Например, только один апотеций лишайника солорины продуцирует около 124 000 спор. Выход спор из сумок зависит от погодных условий и прежде всего

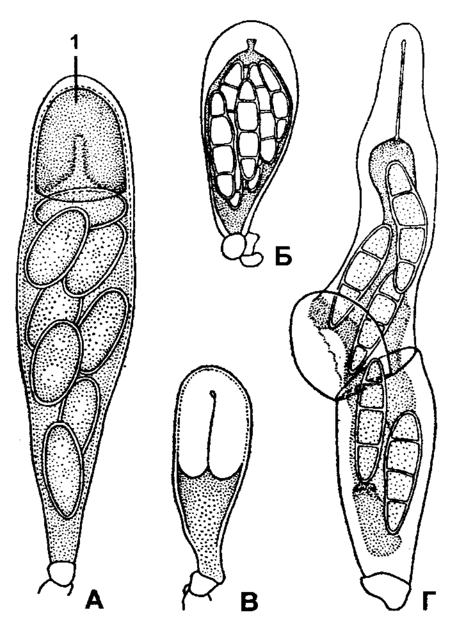


Рис. 400. *Сумки лишайников:*
А – унитуникатные сумки с апикальным аппаратом (1) на вершине, с помощью которого споры высвобождаются из сумок; Б, В – зрелая и молодая битуникатные сумки; Г – выбрасывание спор из битуникатной сумки (по Н. С. Голубковой)

влажности – увлажнение стимулирует освобождение спор (споруляцию).

Большинство спор погибает, и только немногие из них попадают в благоприятные условия и прорастают. Проросшие из споры гифы выживают только, если встретят поблизости подходящую водоросль. Тогда клетки водоросли оплетаются гифами гриба и постепенно формируется таллом (см. рис. 377).

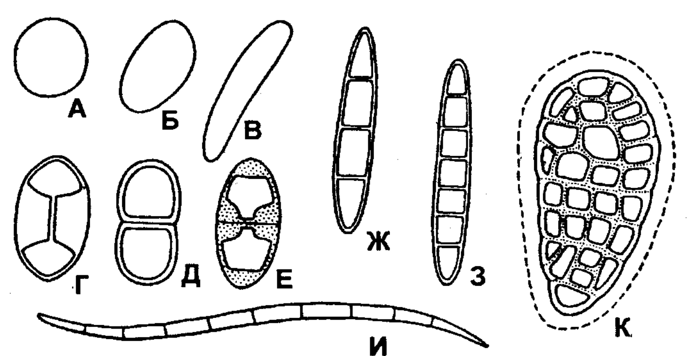


Рис. 401. *Споры лишайников:*
А – шарообразные; Б – эллиптические; В – удлиненные; Г – биполярные; Д – двухклеточные; Е – двухклеточные с сильно и неравномерно утолщенными оболочками; Ж – четырехклеточные вытянутые; З – восьмиклеточные вытянутые; И – игловидные многоклеточные; К – муральные (по Н. С. Голубковой)

ЭКОЛОГИЯ ЛИШАЙНИКОВ

Лишайники способны заселять практически любые субстраты, если только они располагаются неподвижно. По этому признаку различают *эпилитные* лишайники, которые поселяются на поверхности камней, *эпигейные* – на поверхности почвы, *эпиксильные* – на разлагающейся древесине, *эпифитные* – на коре деревьев и многие другие. При этом часть видов способна жить на разных субстратах, тогда как другие заселяют только определенный тип, поэтому каждая группа делится внутри себя на более мелкие подгруппы, живущие на определенных типах горных пород, видах деревьев, типах почв и т. д. Эпилитные формы часто представлены накипными лишайниками. Вместе с ними можно встретить листоватые, но кустистые очень редко. Эпигейные лишайники обычно поселяются на очень бедных почвах, часто сильно закисленных (pH = 3), на которых растения не выживают. Среди таких форм много кустистых лишайников. Структура и состав коры заселяемого дерева оказывают большое влияние на видовой состав эпифильных лишайников, которые избирательно заселяют только определенные виды.

Лишайники очень требовательны к *освещению*, так как синтез органических веществ у них осуществляется фототрофным фикобионтом. Потребность в свете у разных лишайников неодинакова. Большинство видов предпочитают хорошо освещенные места, но имеются и тенелюбивые. При этом нужно помнить, что водоросли, входящие в состав лишайника, сильно затенены гифами гриба, поэтому значительная часть света не используется. Очень часто лишайники можно обнаружить в тех местах, где растения жить не могут, в то же время более комфортабельные места обитания остаются не освоенными. Объяснением этому является то обстоятельство, что лишайники значительно менее (примерно в 15 раз) эффективно ассимилируют органические вещества, чем растения, поэтому конкурировать с последними они не могут и заселяют недоступные для растений места.

Большинство лишайников способны длительное время переносить недостаток *увлажения* и по этому показателю превосходят растения. Однако вода им все же необходима и они поглощают ее извне, причем не только в жидком виде, но и в виде паров из атмосферного воздуха. Некоторые виды могут жить и под водой, заселяя периодически затопляемые места.

Значение *температуры* среди других абиотических факторов менее велико. Лишайники удивительно выносливы и могут переносить как высокие (+50 – +60°С в пустынях), так и низкие (ниже –50°С в Арктике и Антарктике) температуры. Причем фотосинтез может проходить при отрицательных температурах. Например, установлено, что у арктических видов происходит активное поглощение углекислого газа при –10°С и продолжается даже при –25°С, что невозможно для растений. Антарктические виды живут при ежедневных отрицательных температурах (даже летом). Однако при высоких температурах (свыше +35°С) фотосинтез у лишайников прекращается, тогда как у высших растений углекислый газ фиксируется и при большей жаре (до +50°С). Оптимальные температуры видоспецифичны, но у большинства видов фотосинтез наиболее интенсивен при +10 – +25°С.

Считается, что лишайники чрезвычайно остро реагируют на загрязненность воздуха, поселяясь лишь в экологически чистых местах. Действительно, некоторые виды не выдерживают малейшего загрязнения, и если оно имеет место, быстро погибают. Однако некоторые виды успешно приспосабливаются к этому фактору и способны жить даже в сильно загрязненных городах, причем отдельные формы даже предпочитают именно такие условия. Наименее выносливы кустистые лишайники, которые при усилении загрязнения воздуха погибают первыми, затем погибают листоватые, самыми выносливыми являются накипные формы.

Наиболее опасны для лишайников соединения серы (главным образом двуокись серы). Так, например, при концентрации этого вещества 0,08 – 0,10 мг/м^3 гибнут почти все виды лишайников. Отрицательное воздействие на лишайники оказывают и многие другие загрязнители воздуха.

Конкурентоспособность лишайников в борьбе с растениями невелика. Она ограничивается выделением различных веществ (например, лишайниковых кислот), ограничивающих прорастание семян и развитие корневой системы проростков. На взрослые растения лишайники почти не оказывают влияния, напротив, растения обычно вытесняют лишайники. Основной причиной этого является чрезвычайно медленный рост лишайников. Наиболее быстро растут кустистые и листоватые формы, например, кустистый лишайник рамалина сетчатая в среднем по влажности году вырастает на 36,5 мм, а в наиболее влажные годы – до 90 мм. Значительно медленнее растут накипные лишайники (особенно растущие на камнях), например, в арктических широтах ризокарпон географический прибавляет за год всего 0,25 – 0,5 мм. Столь медленный рост объясняет, почему большая часть слоевищ, которые можно встретить, имеют довольно почтенный возраст (около 50 лет), несмотря на скромные размеры.

Значительно более ожесточенно идет борьба между самими лишайниками, которая может быть внутривидовой и межвидовой. В первом случае обычно побеждает более молодой экземпляр, а во втором – относительно быстрорастущий (сам термин «быстрорастущий» применим здесь весьма условно). В процессе борьбы контактирующие слоевища воздействуют друг на друга своими выделениями, чисто механически стараются сдавить таллом соседа и смять его или затенить его. В редких случаях слоевища сливаются, не нанося друг другу вреда (чаще всего это происходит у накипных лишайников, реже у листоватых).

Значение лишайников в природе достаточно велико, поскольку они способны расти даже там, где не могут жить растения. Первыми заселяя безжизненные субстраты, они участвуют в процессах почвообразования, что делает возможным дальнейшее поселение растений. Лишайники поглощают минеральные вещества из каменистого субстрата, включая их тем самым в биологический круговорот. Талломы лишайников создают условия для формирования сообществ различных организмов (среди них находят себе убежища различные беспозвоночные).

Определенное воздействие на другие организмы оказывают различные вещества, выделяемые лишайниками. Это прежде всего лишайниковые кислоты, которые могут выделять только лишайники, но не способны специально выделенные микобионты, или фикобионты. Установлено, что деревья, покрытые лишайниками, в меньшей степени страдают от разрушительной деятельности грибов, питающихся древесиной, поскольку лишайники выделяют вещества, которые подавляют рост гриба.

Лишайники накапливают в себе значительное количество энергетически ценных веществ, что делает их весьма привлекательными для многих животных, питающихся ими. Особенно большое кормовое значение лишайники имеют в тундровых и лесотундровых областях, где составляют значительную часть покрова. Именно лишайники являются основой рациона северных оленей – важных полудомашних животных оленеводческих народов Севера.

Участие лишайников в хозяйственной деятельности человека незначительно. Наиболее значимы тундровые лишайники (главным образом различные виды кладонии, которые обычно называют ягелем, или «оленьим мхом», что систематически совершенно неверно, поскольку все мхи являются высшими растениями, а не лишайниками), которые служат основным кормом

для северных оленей. Используются пигменты, содержащиеся в грибах некоторых лишайников, например орсеин, используемый при окраске шерстяных тканей, или лакмус, которым определяют pH среды. Некоторые виды лишайников используются в парфюмерии и в медицине, например исландский мох.

К сожалению, промышленное производство, сопровождаемое вредными выбросами в атмосферу, приводит к сокращению численности лишайников, особенно в городах. Небрежное, а часто даже преступное отношение к природе в ходе освоения нефтяных и газовых месторождений влечет за собой загрязнение огромных территорий, от чего страдают, в первую очередь, лишайники. Даже обычный след от гусениц прошедшего по тундре вездехода наносит лишайниковому покрову раны, которые будут зарастать долгие десятилетия. Поэтому лишайники, столь удивительные и ни на кого не похожие организмы (точнее, тесно связанные в общем слоевище организмы гриба и водоросли), нуждаются в срочной и долговременной программе по их защите.

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Какова природа лишайников?
2. Из каких компонентов состоит тело лишайника?
3. Каковы особенности микобионта?
4. Каковы особенности фикобионта?
5. Опишите взаимоотношения компонентов лишайника.
6. Опишите строение тела лишайника.
7. Какова морфология лишайников?
8. Как осуществляется половое размножение лишайников?
9. Как осуществляется бесполое размножение лишайников?
10. Опишите особенности экологии лишайников.
11. Каково значение лишайников в природе и в жизни человека?

СЛИЗЕВИКИ (MYCETOZOA, MYXOMYCOTA), ИЛИ МИКСОМИЦЕТЫ (MYXOMYCETES)

Слизевики, или миксомицеты (*греч.* myxa – слизь, mykes, myketos — гриб), представляют собой группу своеобразных организмов, сочетающих в себе признаки животных и грибов. Часть своей жизни они проводят в виде отдельных амебоподобных или жгутиковых клеток, часть – в виде многоядерного плазмодия (вегетативного тела), кроме того, слизевики образуют плодовые тела самой разнообразной формы.

Морфологически вегетативное тело представляет собой более или менее крупную цитоплазматическую массу, содержащую большое количество ядер. Внешняя жесткая оболочка отсутствует, поэтому перетекание цитоплазмы из одного участка плазмодия в другой обеспечивает медленное поступательное движение. Этим же объясняется непостоянство формы плазмодия. Для плазмодия характерно высокое содержание белков – до 30% всей массы, из запасных углеводов присутствует гликоген, однако свойственный растениям крахмал отсутствует, могут встречаться липидные капли. Остальная часть объема цитоплазмы (около 75%) приходится на воду. У некоторых видов плазмодий содержит много извести (до 28%). Для большинства плазмодиев характерно присутствие пигментов, которые определяют окраску плодового тела, причем она может быть самой разнообразной, но постоянной для конкретного вида. По мнению некоторых ученых, определенные пигменты выполняют роль фоторецепторов, благодаря которым слизевики могут различать освещенные и затемненные места, выбирая их по мере необходимости.

Форма вегетативных тел слизевиков непостоянна и может быть очень разнообразной. Столь же широко варьируют и их размеры, например, у фулиго, или слизевика многоголового, поперечные размеры плазмодия превышают 25 см (у некоторых они могут достигать 1 м в диаметре), тогда как у других они очень маленькие (менее 1 мм).

Большинство слизевиков являются сапрофитами, необходимые вещества их плазмодии поглощают из окружающей среды через всю поверхность. В основном это осуществляется путем обычной диффузии, но они также способны к фагоцитозу твердых пищевых частиц, а также бактерий и простейших (следовательно, они не всегда ведут себя как типичные сапрофиты). Ряд видов слизевиков ведут паразитический образ жизни.

Вегетативная стадия сапрофитных слизевиков тяготеет к сырым и темным местам (т. е. характеризуется положительным гидротаксисом и отрицательным фототаксисом), заселяя упавшие деревья, гнилые пни, или развиваются под опавшей листвой. При наступлении неблагоприятных условий (например, недостаток влаги или низкая температура) плазмодий может уплотняться, затвердевать и переходить в состояние покоящегося *склероция* (*греч.* scleros – твердый), в котором может находиться длительное время (многие годы). Когда условия внешней среды станут приемлемыми, из склероция вновь развивается плазмодий.

После определенного периода вегетативного развития и накопления питательных веществ плазмодий переходит к спороношению. Для этого необходим свет, поэтому двигательные реакции меняются на противоположные и плазмодий выбирается на освещенные и более сухие места, причем некоторые виды проявляют склонность к определенному субстрату. Спорообразование сопровождается образованием плодовых тел, внешний вид которых может быть самым разнообразным (рис. 402, 403). В самом простом случае в плодовое тело превращается весь плазмодий, при этом он покрывается оболочкой. У других видов плазмодий распадается на большое количество отдельных спороношений, которые располагаются группами. У некоторых слизевиков отдельные спороношения объединяются в более крупные – *эталии*, которые покрываются общей оболочкой.

В образовавшихся спороношениях развиваются одноклеточные споры, причем спорогенез сопровождается мейотическим делением. Каждая спора покрыта

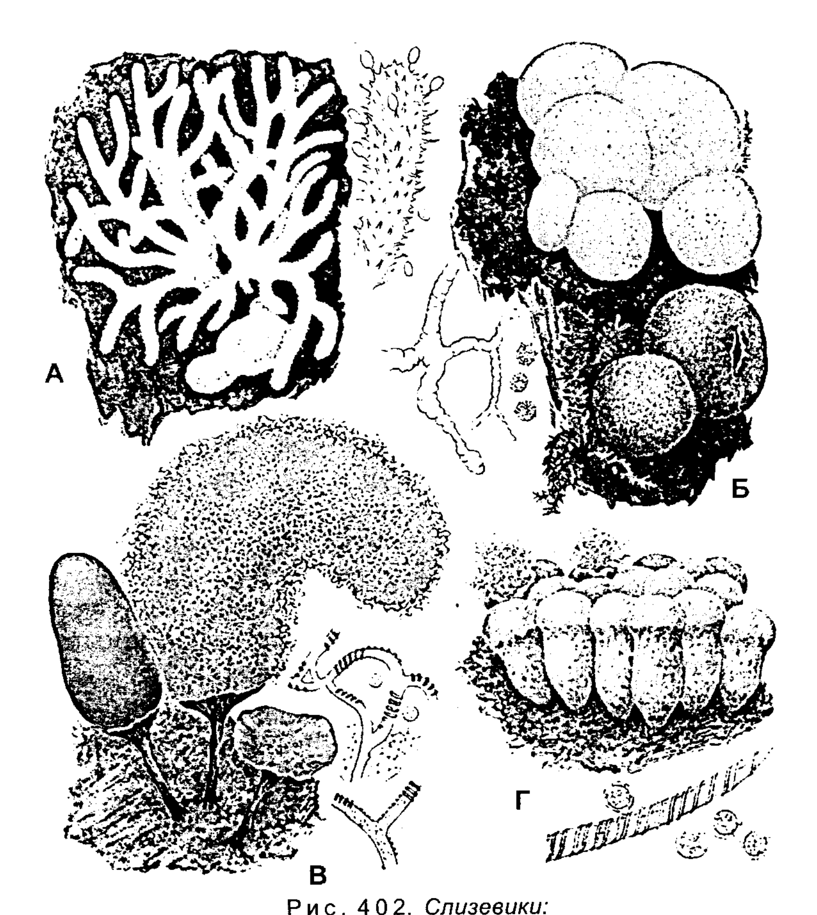


Рис. 402. *Слизевики:*
А – цератиомикса (Ceratiomyxa): общий вид спороношения, справа – часть спороношения со спорами; Б – ликогала (Lycogala): молодые (розовые) и старые (бурые) эталии; слева – псевдокапиллиций и споры; В – арцирия (Arcyria): внешний вид спороношения с капиллицием (в центре), справа – часть капиллиция и споры; Г – трихия (Trichia): внешний вид спороношения (внизу – часть капиллиция и споры) (по «Жизнь растений», т. 2)

собственной оболочкой, в которой различают два (более тонкий внутренний целлюлозный и наружный хитиновый), а у некоторых видов даже три слоя. У многих видов слизевиков среди спор находятся полые внутри или цельные нити, некоторые из них могут ветвиться. Полагают, что эти нити обладают гигроскопичностью, т. е. способностью обратимо скручиваться

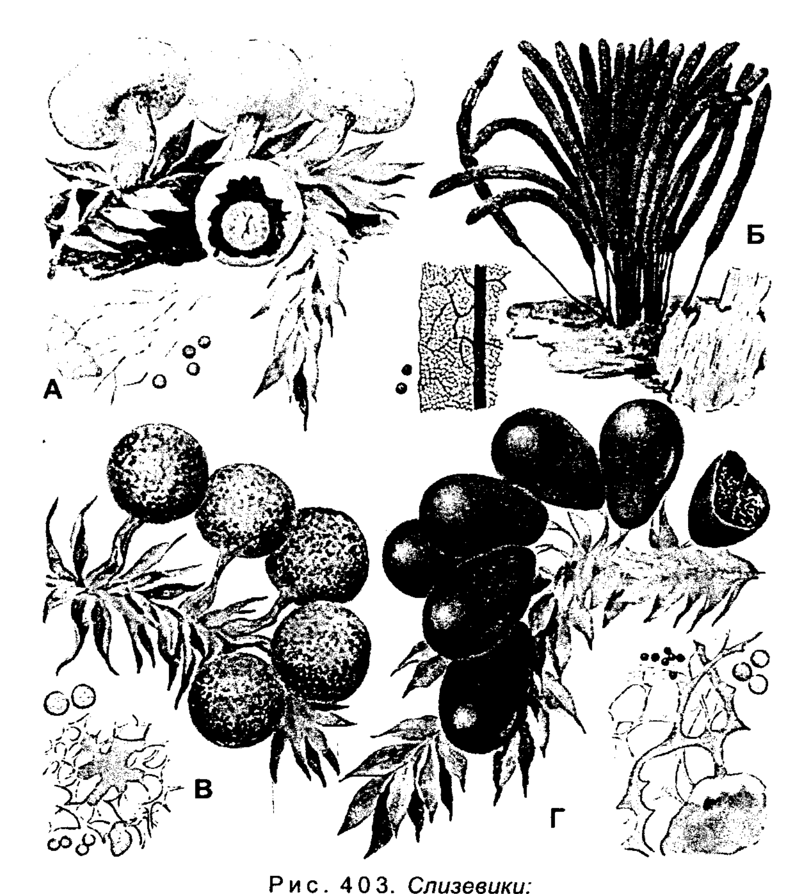


Рис. 403. *Слизевики:*
А – дидерма (Diderma): внешний вид спороношения, внизу – часть капиллиция и споры; Б – стемонитис (Stemonitis): внешний вид спороношения, слева – часть сетчатого капиллиция и споры; В – физарум (Physarum): общий вид спороношения, внизу – часть капиллиция и споры; Г – леокарпус (Leocarpus): общий вид спороношения, внизу – часть капиллиция и споры (по «Жизнь растений», т. 2)

и распрямляться под действием поглощенных паров воды. При этом споры разрыхляются. Созревшие гаплоидные споры выходят из спороношения через разрыв в его стенке, подхватываются потоками воздуха и таким образом распространяются. В сухой среде споры слизевиков очень долго (десятки лет) сохраняют жизнеспособность.

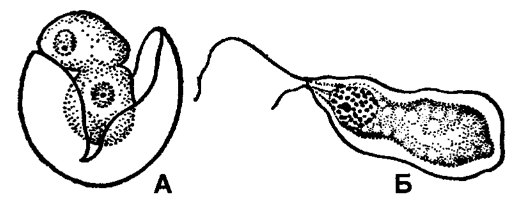


Рис. 404.
Миксомицеты:
А – прорастание споры; Б – зооспора (по Н.А. Комарницкому и соавт.)

Для успешного прорастания споры прежде всего необходима вода. В жидкой среде из споры через имеющиеся поры оболочки или при ее разрыве выходит одна, чаще две, а иногда четыре или даже восемь зооспор, снабженных двумя жгутиками неравной длины (рис. 404). Если спора прорастает не в жидкости, а на увлажненном субстрате, то из нее выходят не зооспоры, а амебовидные организмы, которые называются ***миксамебами*** (*греч.* myxa – слизь, amoibe – изменение). И зооспоры и миксамебы размножаются бесполым путем (делением клеток), увеличивая таким образом свою численность.

После периода бесполого размножения наступает половой процесс. При этом зооспоры или миксамебы сливаются попарно и становятся диплоидными. Интересно, что те гаплоидные клетки, которые не успели прокопулировать, поедаются диплоидными клетками. С диплоидной миксамебы начинается развитие нового плазмодия. Этот процесс сопровождается многократными митотическими делениями ядра, без последующего разделения цитоплазмы на отдельные клетки. Если поблизости оказываются другие диплоидные миксамебы, они также могут сливаться с растущим плазмодием (рис. 405), однако поступившие ядра ни с кем не сливаются, а также делятся митотически. Поступление новых ядер от других миксамеб обеспечивает гетероядерность и генетическое разнообразие.

Формирование плазмодия основано на способности миксамеб к хемотаксису. Как правило, агрегацию отдельных клеток инициирует недостаток питательных веществ. Голодающие миксамебы чутко реагируют на cAMP (цАМФ), который служит внутриклеточным сигналом к объединению клеток. Если вблизи голодающей миксамебы (в любом месте) выделить из микропипетки

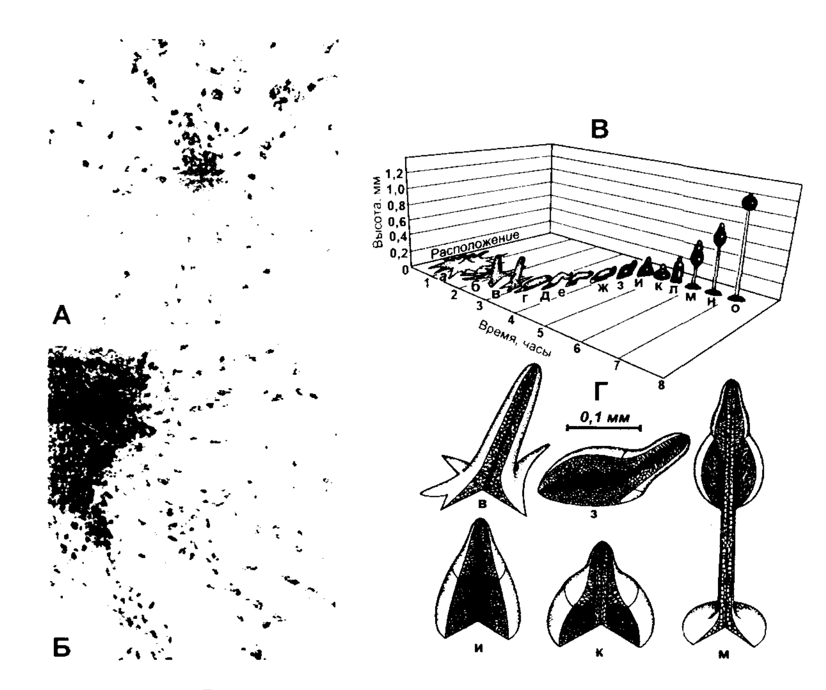


Рис. 405. *Размножение миксомицета.*
А – отдельные организмы начинают сливаться, образуя плазмодий; Б – более поздний этап процесса слияния отдельных организмов; В – схематическое изображение последовательных этапов процесса размножения; а – в – образование плодового тела в результате слияния сотен отдельных амебовидных миксомицетов; г – з – плодовое тело в течение некоторого времени медленно передвигается по поверхности субстрата; и – о – рост стебля, выносящего над поверхностью спорообразующую часть. Процесс приводит к освобождению спор; Г – отдельные стадии развития плодового тела (по К. Вилли и соавт.)

небольшое количество cAMP, клетка немедленно отреагирует образованием псевдоподии, которая образуется в направлении раздражителя. Установлено, что голодающие миксамебы сами выделяют cAMP, который хемотаксически привлекает других миксамеб. Начало агрегации клеток носит случайный характер – миксамеба, которая начала первой выделять cAMP, становится центром агрегации миксамеб. Восприятие cAMP осуществляется поверхностными рецепторами клеток. В образовании плазмодия обычно участвуют до 100 000 миксамеб.

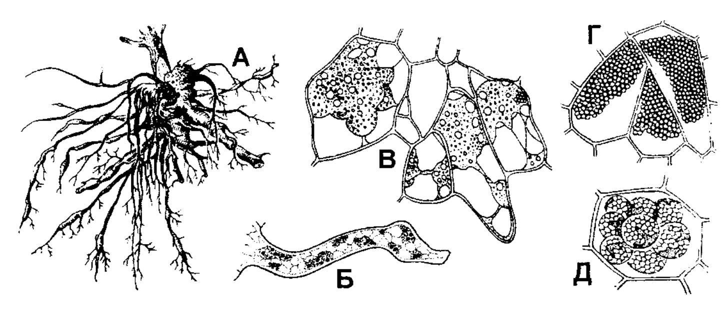


Рис. 406. *Кила капусты (А, Б, В, Г) и порошистая парша картофеля (Д):*
А – общий вид пораженных килой корней; Б – вегетативная стадия в корневом волоске; В – клетки корня с плазмодием возбудителя килы; Г – клетки корня со спорами паразита; Д – губчатые комочки спор возбудителя порошистой парши картофеля в тканях клубня (по Т. П. Сизовой (А, В, Г, Д) и Н. А. Комарницкому и соавт. (Б))

Формирующийся вегетативный плазмодий стремится уйти в сырое темное место, где он перемещается в поисках пищи. После завершения вегетативного периода плазмодий приступает к образованию спор и переживает все события, описанные выше.

Среди слизевиков имеются и паразиты высших растений, некоторые из них вызывают заболевания культурных растений, например килу капусты (природу заболевания открыл выдающийся отечественный миколог **М. С. Воронин** в 70-х гг. XIX в.) или порошистую паршу картофеля (рис. 406). Паразитические слизевики не образуют морфологически отдельных спороношений.

Происхождение слизевиков во многом неясно, полагают, что сапрофитные формы самостоятельно возникли от животных жгутиконосцев в процессе приспособления к наземному существованию. Всего насчитывается свыше 500 видов слизевиков.

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Какова морфология слизевиков?
2. Как осуществляется размножение слизевиков?
3. Как происходит образование плазмодия?
4. Как образуются плодовые тела слизевиков?

Содержание

Учебное издание

Билич Габриэль Лазаревич
Крыжановский Валерий Анатольевич

БИОЛОГИЯ
Полный курс
Том 2
БОТАНИКА

Корректоры *Л.В.Хохлова, Ж.Ш.Арутюнова*
Компьютерная верстка *П.И.Куренкова*

ИД № 02795 от 11.09.2000 г.

Подписано в печать 16.07.2002. Формат 84x108 1/32. Гарнитура Школьная
Печать офсетная. Усл. печ. л. 28,56. Тираж 10 000 экз. Заказ № 4359.

ООО «Издательский дом «ОНИКС 21 век»
107066, Москва, ул. Доброслободская, 5а
Отдел реализации: тел. (095) 310-75-25, 150-52-11
Internet: www.onyx.ru; e-mail: mail@onyx.ru

Отпечатано с готовых диапозитивов издательства.
ОАО «Тверской полиграфический комбинат»
170024, г. Тверь , пр-т Ленина, 5.

